



HABILITATION À DIRIGER DES RECHERCHES (HDR)

Olivier ROUPSARD

I/ Bilan

Productivité et services écosystémiques de plantations pérennes et systèmes agroforestiers tropicaux : approche multi-échelles

II/ Projet

Apports du traçage isotopique à l'étude de la productivité de plantations pérennes et systèmes agroforestiers tropicaux

HDR soutenue publiquement le XX/03/2011 devant la commission d'examen composée de :

Martial Bernoux	Directeur de Recherches, IRD Montpellier	Examineur
Hervé Cochard	Directeur de Recherches, INRA Clermont-Ferrand	Rapporteur
Claire Damesin	Professeure, Université Paris-Sud 11	Rapporteuse
Erwin Dreyer	Directeur de Recherches, INRA Nancy	Examineur
Daniel Epron	Professeur, Université Nancy I	Examineur
André Granier	Directeur de Recherches, INRA Nancy	Examineur
Jean-Michel Harmand	Chercheur, Cirad Montpellier	Invité
André Lacointe	Chargé de Recherches, INRA Clermont-Ferrand	Rapporteur

Cirad-Persyst/UPR ETP 80 : Fonctionnement et Pilotage des Ecosystèmes de Plantations

UMR Eco&Sols : Ecologie fonctionnelle et biogéochimie des sols et des agro-écosystème

Remerciements

J'ai le plaisir de proposer ma candidature à l'HDR de l'Université de Nancy I et de renouer à cette occasion avec quelques-uns de mes anciens professeurs et amis.

Reprenons le fil chronologique depuis 18 ans environ déjà... Après pas mal d'hésitations entre 20 et 27 ans, j'ai finalement préparé en 1993 le DEA en écophysiologie forestière de Nancy, sous la direction d'Erwin Dreyer (INRA-Nancy), co-encadré par Daniel Epron (UHP-Nancy) et Patrick Gross (INRA-Nancy) avec comme sujet « évaluation de la conductance mésophyllienne de jeunes plants de chêne et peuplier en conditions contrôlées ». J'ai découvert le métier de chercheur junior, c'était très riche, et finalement, c'était l'une des choses les plus passionnantes qui m'ait été donné de connaître. Mais passer encore 3 ans de thèse dans une chambre climatisée de 2x2 m avec soufflerie, ça manquait d'horizons... Heureusement, Erwin croyait aussi beaucoup à l'écophysiologie tropicale et tissait des liens avec le Cirad. A partir de 1994, j'ai eu la chance de poursuivre par une thèse d'allocataire du Cirad sous la direction d'Erwin et d'Hélène Joly (Cirad) qui portait sur l'écophysiologie et la diversité génétique d'une espèce agroforestière (*Faidherbia* (syn. *Acacia*) *albida*) étudiée en parc agroforestier au Burkina Faso et en pépinière (grand merci à Jean-Marie Desjeunes et à Jean-Marie Gioria, Laurent Zongo et Abou Dao). André Granier et Jean-Marc Guehl (INRA-Nancy) ainsi qu'André Fehri (U. Paris VI) ont beaucoup participé à ma formation de doctorant, sur les flux de sève, l'efficacité d'utilisation de l'eau, les isotopes de l'eau notamment. Ce travail contribuait aux activités du programme Agroforesterie du Cirad-Forêt, dirigé par Bernard Mallet avec déjà comme collègues Jean-Michel Harmand, Didier Lesueur, Denis Depommier...

Ensuite un post-doc d'un an (1998) sous la direction de Serge Rambal et Richard Joffre (CEFE-CNRS) où j'ai rencontré Claire Damesin (U. Paris 11), Markus Reichstein (MPI-Jena), Jean-Marc Ourcival (CEFE-CNRS), Alain Rocheteau (IRD) : il s'agissait de lancer le site tour-à-flux sur la forêt à chênes verts de Puéchabon pour le projet Européen MEDEFLEU. Serge m'a initié aux joies de la modélisation et Richard à la NIRS. Ce sont Paul Berbigier, Jean-Marc Bonnefond et Mark Irvine (INRA Bordeaux) qui m'ont formé à l'eddy correlation, et la collaboration court toujours depuis.

Un poste d'écophysiologiste s'est ouvert au Cirad-CP fin 1998 pour le Vanuatu (Programme Cocotier), pour lequel j'ai finalement été recruté grâce à la persévérance de Serge Braconnier et d'André Rouzière. Deux ans plus tard (2000), le Cirad finançait notre projet d'ATP pour installer une première tour-à-flux au Congo-Brazzaville sur Eucalyptus, grâce à la force de persuasion d'Olivier Hamel (Cirad) et aussi à tous les collègues qui y ont cru (Daniel Epron, Jean-Marc Bonnefond, Paul Berbigier, Richard Joffre...). Fin-2000, notre premier site tournait au Congo, et une fine équipe s'était constituée au Cirad (Christophe Jourdan, Laurent Saint-André, Yann Nouvellon, Jean-Paul Laclau). En 2003 l'UPR ETP « Fonctionnement et Pilotage des Ecosystèmes de Plantations » était lancée au Cirad en rapprochant des agents du Cirad-Forêt et du CP grâce à Jean-Pierre Bouillet. Ensuite, les sites eddy-corrélation ont été disséminés du Congo (eucalyptus) au Vanuatu (cocotier), en Thaïlande (Hévéa, Philippe Thaler puis Frédéric Gay), sur savane au Congo (Aldouard puis Blandine Caquet), sur eucalyptus au

Brésil (Yann Nouvellon, couplé au site de flux de nutriments de Jean-Paul Laclau), au Costa Rica (Café Agroforestier), et enfin, prochainement, sur forêt secondaire au Congo. En 2004, nous avons tenté un nouveau projet ATPCirad sur les isotopes, mais en vain. Les projets Carboafrika et nouvellement Climafrica ont été des étapes très importantes pour que nous puissions participer aux réseaux européens (Riccardo Valentini, Markus Reichstein, Laurent Saint-André).

En 2007, les terrains et les hommes se sont déplacés, le site Cocoflux du Vanuatu a été démonté, et j'ai été accueilli au Costa Rica et initié au café agroforestier par Philippe Vaast (Cirad) et au Brésil par Pierre Marraccini (Cirad) et Gustavo Rodriguez (Embrapa). Erwin ayant déjà travaillé avec Philippe et Jean-Michel sur café, il était naturel de renouer avec l'INRA-Nancy. En 2009, l'UPR ETP a entamé sa fusion avec l'UMR Eco&Sols de Montpellier (Jean-Luc Chotte (IRD), Philippe Hinsinger (INRA), Jean-Michel Harmand (Cirad)), et le prochain enjeu sera de réussir à combiner les approches plante et sol : on comprend que les isotopes reviennent au tout premier plan. Mais aussi les changements d'échelles, la télédétection et les process-model (arrivée dans l'équipe de Guerric le Maire, Cirad). En 2010, Daniel Epron s'expatrie à temps partiel au Congo, les sites instrumentés de l'UMR Eco&Sols rejoignent le réseau français (SOERE) et le site Congo intègre le réseau RICCO.

Une pensée très amicale va bien sûr aux étudiants qui ont souffert et à qui revient l'essentiel du mérite : je viens de découvrir les vertus de l'hydrologie bassin versant grâce à Federico Gómez-Delgado (allocataire Cirad, dirigé par Roger Moussa, LISAH), celles de la télédétection grâce à Simon Taugourdeau (encadré par Guerric), celles de l'hydrologie continentale grâce à Pablo Imbach (CATIE), celles de l'infiltrabilité et du deuterium grâce à Laura Benegas (CATIE). Je pense aussi à la NPP cocotier et à l'arbre à pain (Muriel Navarro), au modèle Sunshade (Aurélié Deveau), aux réserves (Isabelle Mialet), au throughfall (Rintaro Kinoshita), aux systèmes à base cocotier (Nathalie Lamanda), à l'eucalyptus (Claire Marsden). Fabien Charbonnier est la dernière victime en date, mais finalement, les autres ont bien survécu...

Enfin, une pensée toute spéciale va à ma famille qui supporte mes lubies et mes absences depuis si longtemps avec résignation. Maman, Papa, Maud, Mathilde, Anaèle. Et depuis moins longtemps mais avec abnégation, Muriel, Aoré et Swann.

Table des matières

1 Bilan : Productivité et services écosystémiques de plantations pérennes et systèmes agroforestiers tropicaux : approche multi-échelles 1

1.1 Introduction : la productivité et ses enjeux économiques et écologiques : point focal sur les plantations pérennes et les systèmes agroforestiers tropicaux.1

1.1.1	Tendance mondiale à l'augmentation de la demande en produits agricoles et forestiers	1
1.1.2	Le plafonnement de l'offre	2
1.1.3	L'intensification écologique	2
1.1.4	Les services écosystémiques au carrefour de l'économie et de l'écologie	3
1.1.5	Services écosystémiques et intensification : l'exemple de l'agroforesterie.....	4
1.1.6	Besoins en connaissances et innovations.....	5
1.1.7	Objet du présent mémoire.....	6

1.2 Productivité à l'échelle de la feuille.....7

1.3 Productivité à l'échelle des arbres entiers : point focal sur *Faidherbia (Acacia) albida*.....13

1.3.1	Productivité, efficacité d'utilisation de l'eau et fixation de l'azote d'arbres adultes.....	13
1.3.2	Productivité, efficacité d'utilisation de l'eau et fixation de l'azote de juvéniles en pot	17

1.4 Productivité à l'échelle de l'écosystème21

1.4.1	Comment mesurer la productivité de l'écosystème ?	21
1.4.2	Partition de la productivité primaire nette (NPP), allocation du carbone	24
1.4.3	Bouclage des bilans	32

1.5 Productivité à l'échelle de couverts multistrates.....35

1.5.1	LAI, interception et absorption de la lumière	35
1.5.2	Modèle de photosynthèse de couvert.....	38
1.5.3	Modèle de partitionnement de l'évapotranspiration entre deux couches de végétation	38
1.5.4	Efficacité d'utilisation de la lumière (LUE) et de l'eau (WUE) : spatialisation de NPP.....	40

1.6 Approches Bassin Versants pour spatialiser la productivité42

1.6.1	Bassin versant unique	42
1.6.2	Bassins versants à l'échelle régionale.....	50

1.7 Productivité à l'échelle des biomes.....52

1.7.1	Méta-analyses C	52
1.7.2	Méta-analyses H ₂ O	54
1.7.3	Méta-analyses WUE	54

1.8 Conclusions : la productivité, quels processus importants pour quelle échelle ?55

2 Projet : Apports du traçage isotopique à l'étude de la productivité de plantations pérennes et systèmes agroforestiers tropicaux.....57

2.1 Contour général57

2.1.1	Résumé	57
2.1.2	Enjeux et justifications	57
2.1.3	Etat de l'Art	58
2.1.4	Objectifs scientifiques	61

2.2 AXE 1 : Devenir de l'azote et du carbone lors des processus de décomposition de la matière

organique.	62
2.2.1	Résumé62
2.2.2	Enjeux et justifications62
2.2.3	Etat de l'Art63
2.2.4	Objectifs scientifiques64
2.2.5	Description du travail65
2.3	AXE 2 : Partition des flux respiratoires du sol et de l'écosystème68
2.3.1	Résumé68
2.3.2	Enjeux et justifications68
2.3.3	Etat de l'art69
2.3.4	Objectifs scientifiques70
2.3.5	Description du travail71
2.4	AXE 3 : Allocation du C entre les sources et les puits73
2.4.1	Résumé73
2.4.2	Etat de l'art73
2.4.3	Objectifs scientifiques74
2.4.4	Description du travail76
3	Bibliographie.....79
4	Curriculum Vitae89
5	Publications.....91
5.1	Statistiques.....91
5.2	Liste.....92

1 Bilan : Productivité et services écosystémiques de plantations pérennes et systèmes agroforestiers tropicaux : approche multi-échelles

1.1 Introduction : la productivité et ses enjeux économiques et écologiques : point focal sur les plantations pérennes et les systèmes agroforestiers tropicaux.

1.1.1 *Tendance mondiale à l'augmentation de la demande en produits agricoles et forestiers*

La demande en produits agricoles et forestiers est en perpétuelle croissance. Notre planète comptait 5.7 milliards d'individus en 1995 (dont 44% en milieu rural), 6.7 en 2007 (dont 39% de ruraux)¹, et comptera probablement aux alentours de 9 milliards d'individus en 2050. Historiquement, la démographie humaine a toujours dépendu directement de la ressource alimentaire, des révolutions agricoles successives et de l'augmentation des rendements (Mazoyer and Roudart, 2006). Globalement, si la population augmente de 50% d'ici à 2050, la demande alimentaire, elle, pourrait doubler. L'agriculture produit par an 2.2 Gton de céréales (0.8 en 1960), 0.15 Gton d'huile végétale, 0.175 Gton de pulpe de bois. Les rendements ont considérablement augmenté, passant par exemple de 12 à 28 t ha⁻¹ pour la moyenne mondiale des rendements céréaliers, entre 1960 et 1995, grâce aux intrants et à la sélection. L'indice de production per capita a augmenté de 21% entre 1980 et 2005 et la ration alimentaire moyenne a eu tendance à s'enrichir, en calories (2549 à 2798 cal.), mais aussi en graisses et les protéines.

Il existe une forte demande mondiale en produits ligneux, oléagineux, stimulants et en caoutchouc naturel provenant des écosystèmes tropicaux plantés (ETP), qui constituent souvent une culture de rente exportée vers les pays riches. Les exportations agricoles représentent 604 G\$ an⁻¹, et les exportations de produits forestiers 179 G\$ an⁻¹. Exemple d'importance, le café, qui est une des toutes premières valeurs marchandes dans le monde (17 G\$ en 2007) après le pétrole, et emploie 125 millions de personnes. Malgré les fluctuations des cours mondiaux, la production de ces matières premières s'accroît régulièrement sur le long terme. Ainsi, entre 1961 et 2006, la production annuelle en fruits est passée de 23,8 à 55,3 Mt pour le cocotier, de 4,5 à 7,8 Mt pour le caféier et de 13,6 à 180,9 Mt pour le palmier à huile². Pendant cette même période la production de caoutchouc naturel a quadruplé (2,1 à 10,3 Mt) et celle de pâte à papier de plantations forestières (essentiellement eucalyptus, pins et acacias) est passée de 5,3 à 32,6 Mt. Parallèlement les surfaces concernées ont augmenté de 5,2 à 10,7 Mha pour les cocotiers, de 9,8 à 10,1 Mha pour les caféiers, de 3,6 à 13,2 Mha pour les palmiers à huile, de 3,9 à 10,7 Mha

¹ http://faostat.fao.org/Portals/_Faostat/documents/pdf/world.pdf

² <http://faostat.fao.org>

pour les hêvées. Celle des plantations forestières tropicales et sub-tropicales est passée de 25 à 75 Mha entre 1980 et 2005 parallèlement à la diminution des surfaces des forêts naturelles, dont 140 Mha (10 % de la surface totale) ont disparu au cours de la dernière décennie³.

1.1.2 Le plafonnement de l'offre

L'offre en produits agricoles et forestiers est menacée à terme. Douze pourcents seulement des terres sont arables (1.4 Gha). L'agriculture occupe déjà les meilleures terres et ne peut s'étendre sans impacter les écosystèmes naturels. L'agriculture consomme 70% de l'eau utilisée par l'homme (le reste pour l'usage domestique et l'industrie). 20% des terres arables sont irriguées (produisant 40% de l'ensemble des récoltes), mais l'irrigation per capita est en déclin en raison d'une raréfaction de la ressource hydrique peu chère. Les perspectives d'augmentation des surfaces cultivées ne couvriront pas les besoins d'une population mondiale toujours croissante, et les intrants peu chers sont en voie de raréfaction (exemple pour l'élément P qui limite le rendement des cultures sur plus de 30% des terres arables et dont la ressource peu chère devrait décliner vers 2050, (Vance et al., 2003)). L'efficacité d'utilisation de l'azote a baissé de 80 à 25 Mt cereal Mt engrais⁻¹ entre 1960 et 1995, en raison du fait qu'aux forts niveaux d'intrants, le gain de rendement plafonne. Certaines cultures de céréales sont déjà conduites très près du plafond de productivité maximale et les rendements se sont stabilisés depuis 20 ans. Tenant compte des changements climatiques qui s'opèrent et du détournement d'une part croissante des terres arables vers des productions non alimentaires (biocarburants), il apparaît évident que le défi à relever est considérable : comment poursuivre l'augmentation de la productivité des écosystèmes exploités (Tilman et al., 2002) ?.

1.1.3 L'intensification écologique

L'augmentation de la productivité s'est réalisée jusqu'à présent à l'aide d'intrants relativement peu onéreux. Beaucoup de ces intrants (engrais, pesticides, herbicides) ont eu des effets secondaires néfastes à l'échelle globale sur la qualité des sols, des eaux de surfaces, des écosystèmes aquatiques et marin et dans l'air (Robin, 2008). Plus d'intrants utilisés à l'avenir engendreraient d'énormes coûts indirects (dépollution, recherche d'autres ressources non-polluées, coûts de santé...). Aujourd'hui, seulement 30-50% des engrais azotés appliqués et ~ 45% du phosphore sont absorbés par les cultures. Une quantité importante est perdue dans les champs agricoles et contamine les eaux de surface. La sélection ou la transformation des céréales pour la résistance aux agresseurs n'a d'efficacité qu'à très court terme (quelques années), suite à quoi des résistances s'installent : la faible diversité génétique des grandes cultures actuelles est un gouffre financier en termes de lutte contre les pathogènes. L'augmentation de la production ne peut donc se faire de façon durable sur un plan environnemental et économique, qu'en préservant les écosystèmes. Il convient donc, de relever le défi d'une intensification écologique des agroécosystèmes (Griffon, 2006). Il s'agit essentiellement de trouver les moyens d'augmenter nettement l'efficacité d'utilisation des intrants et des ressources (azote, phosphore, eau, énergie) tout en

³ www.fao.org/forestry

diminuant les apports de pesticides (ou en réduisant leur effets secondaires) et tout en restaurant la fertilité des sols (notamment la fertilité organique). Ce défi est crucial pour les pays du Sud qui seront confrontés à des besoins alimentaires grandissants, dans un contexte de productivité agricole faible. Le Grenelle de l'Environnement a récemment mis la recherche agronomique face à un nouveau défi : augmenter la productivité tout en limitant l'impact écologique des pratiques agronomiques. Des percées scientifiques majeures doivent se produire en physiologie végétale de base, écophysiologie, agro-écologie, et science du sol pour atteindre l'intensification écologique nécessaire pour répondre à l'augmentation attendue de la demande alimentaire (Cassman, 1999).

La double exigence d'une production soutenue sans impacts dommageables sur l'environnement est celle de la révolution doublement verte ou celle de l'éco-agriculture. Elle doit permettre une augmentation des productions mais sans que celle-ci se traduise, comme ce fut souvent le cas avec la révolution verte, par une artificialisation des écosystèmes avec des dégâts irréversibles sur le milieu (baisse de fertilité des sols, épuisement des nappes phréatiques...) dus à une utilisation non maîtrisée des pratiques culturales (engrais, ...). Le principe de l'éco-agriculture est qu'on peut obtenir une augmentation de la production par unité de surface tout en diminuant l'apport d'intrants via l'intensification écologique du système. Celle-ci repose sur l'utilisation explicite des processus de fonctionnement biophysique et biogéochimique de l'écosystème permettant un meilleur emploi des ressources au bénéfice de la production (grains, fruits, biomasse,...) et de la préservation de l'environnement.

1.1.4 Les services écosystémiques au carrefour de l'économie et de l'écologie

Dans les années 90, de nouvelles et multiples applications économiques et écologiques ont vu récemment le jour (biomasse-énergie, huile-énergie, projets du Mécanisme de Développement Propre (MDP) énergétiques ou de séquestration de C, certifications, etc.). Différentes conférences internationales [Rio de Janeiro (1992), Kyoto (1996), Johannesburg (2002)...] ont précisé les principes du développement durable et, en particulier, le rôle des plantations forestières et des systèmes agroforestiers a été reconnu comme particulièrement important. Ainsi la conférence de Rio de Janeiro (1992) a mis en avant que « the role of planted forests... as sustainable and environmentally sound sources of renewable energy and industrial raw material should be recognized, enhanced and promoted... ». De plus les plantations forestières peuvent jouer un rôle significatif dans la séquestration du CO₂ atmosphérique ainsi que dans l'atténuation des changements climatiques. Ces rôles ont été pris en considération dans le protocole de Kyoto, les plantations forestières étant éligibles au Mécanisme de Développement Propre et sur les marchés volontaires, soit pour la fourniture d'énergie renouvelable (UNFCCC, 2002), soit au titre de puits de C. Les systèmes agroforestiers sont considérés comme des systèmes forestiers par le MDP suivant certaines restrictions de hauteur ou de taux de couverture, et ceci depuis la conférence de Marrakech (2001).

Dans les années 2000, est apparu le concept des services écosystémiques (SE), c'est-à-dire les services rendus par les écosystèmes à l'humanité (MEA, 2005). Les spécialistes reconnaissent actuellement quatre catégories de

services écosystémiques, parmi lesquelles 3 nous concernent ici directement, les services d'approvisionnement (les aliments, les cultures, l'eau, l'énergie), les services de régulation (la séquestration du carbone et la régulation du climat, la purification de l'eau et l'air, la lutte anti-érosive), les services de support (le cycle des nutriments, la production primaire). Les SE peuvent être liés à une seule espèce, à un groupe d'espèces, ou encore à l'écosystème en entier. Au niveau mondial, la valeur économique de ces services a été estimée proche du PIB mondial (Costanza et al., 1997). On conçoit que l'évaluation quantitative des SE rendus par les plantations pérennes ou les systèmes agroforestiers, éminemment variable selon les modes de gestion soit une étape clé pour la négociation de ces services entre les acheteurs de service (municipalités, compagnies hydroélectriques, etc.) et les pourvoyeurs (usagers de la terre).

1.1.5 Services écosystémiques et intensification : l'exemple de l'agroforesterie

L'agroforesterie, système dans lequel les arbres sont inclus dans un système de culture, peut améliorer la disponibilité des nutriments et l'efficacité de leur utilisation et peut réduire l'érosion, produire du bois et stocker le carbone, tout comme le « Multi-cropping » (par rotation des cultures ou par cultures intercalaires) peut améliorer le contrôle des ravageurs et augmenter l'efficacité d'utilisation de l'eau et des nutriments. Plusieurs définitions de l'agroforesterie peuvent être proposées, dont celle-ci calquée sur celle de l'agriculture (Torquebiau, 2007) : *« l'agroforesterie est la mise en valeur du sol avec une association (simultanée ou séquentielle) de ligneux et de cultures ou d'animaux afin d'obtenir des produits ou des services utiles à l'homme »*, et peut être subdivisée en 5 catégories (cultures sous couvert arboré, agroforêts, agroforesterie en disposition linéaire, agroforesterie animale, agroforesterie séquentielle). Ainsi, les techniques agroforestières peuvent-elles être simultanées ou séquentielles, ordonnées ou en mélange.

L'hypothèse fondatrice de l'agroforesterie est que la productivité de l'association (arbres, cultures, animaux) soit supérieure à la somme des composantes distribuée sur la même surface agricole utile (Dupraz and Liagre, 2008). A défaut, la séparation entre les 3 composantes resterait pertinente. La composante arbre d'un système agroforestier apporte en principe des avantages déterminants en termes de services écosystémiques, par rapport à la culture pure. Parmi les effets bénéfiques attendus, on pourra retenir ici, en cohérence avec les SE de production du (MEA, 2005) :

- exploitation plus complète des ressources disponibles du milieu permise par l'association (ex, décalages temporels de l'arbre et de la culture, exploitation plus profonde de la ressource hydrique, minérale ou de la lumière)
- effets de facilitation (par ex. les travaux effectués sur la culture permettent indirectement et à moindre coût d'entretenir les arbres, la compétition racinaire avec les cultures force les arbres à un enracinement profond)
- recyclage et meilleure utilisation des nutriments du sol,
- contribution à la lutte contre l'érosion,
- maintien des propriétés physico-chimiques du sol,
- effet améliorateur sur le climat régional,
- maximisation de l'utilisation d'intrants endogènes,
- diversification et répartition des productions dans le temps,
- séquestration de carbone
- augmentation de la biodiversité

Par exemple, dans les systèmes agroforestiers à base de café, la composante arbre favorise l'infiltration des eaux pluviales, réduit l'érosion (Ataroff and Monasterio, 1997) et/ou permet la conservation de la biodiversité (Perfecto *et al.*, 1996; Beer *et al.*, 2003). Elle peut aussi contribuer à la séquestration du carbone (Segura *et al.*, 2006).

Les SE dépendent fortement des itinéraires techniques. Dans le but de favoriser des rémunérations pour les SE au sein des exploitations agroforestières à base café, de nombreuses recherches ont été développées afin d'évaluer les SE à l'échelle locale, de les modéliser et de les extrapoler à l'échelle de grandes zones de production (ex. projet EU-CAFNET⁴). Pour cela il faut trouver des indicateurs des SE. Suite à la crise de surproduction, à partir des années 90, la diversification des revenus des producteurs et en particulier le paiement pour services environnementaux (eau, carbone, biodiversité, lutte contre l'érosion etc.) est devenue une préoccupation majeure.

Les plantations mixtes (ex. *Eucalyptus-Acacia mangium*) fournissent d'autres exemples d'associations visant l'intensification écologique⁵ par effets de facilitation.

1.1.6 Besoins en connaissances et innovations

Dès lors, comment la société pourra-t-elle réaliser le double objectif d'amélioration des niveaux de rendement et de sécurisation des approvisionnements alimentaires, tout en préservant la qualité et la quantité des services fournis par les écosystèmes ainsi qu'en entretenant les ressources ? En premier lieu, des incitations économiques appropriées sont nécessaires, mais comment les orienter ? Un des obstacles importants est l'écart que l'on constate fréquemment entre l'impact objectif d'une pratique et sa perception par les populations. Techniquement, outre les pratiques décrites ci-dessus, les agriculteurs auront besoin de s'appuyer sur des connaissances biologiques et agronomiques qui sont souvent spécifiques à certains écosystèmes agricoles, régions, types de sol ou pentes... Prendre les bonnes décisions au niveau de l'exploitation en termes d'efficacité d'utilisation des intrants, de santé humaine et de protection des ressources est une tâche qui requiert de plus en plus de connaissances scientifiques à diverses échelles de temps et d'espace, ainsi que des outils d'aide à la décision, capables de simuler l'avenir, en incluant de multiples scénarios possibles

La productivité des plantations pérennes et des systèmes agroforestiers est donc un enjeu à la fois économique et écologique qui connaît de profondes mutations dans la façon d'appréhender les usages de la terre (ex. cultures pures ou en mélange), la diversification des produits pour une meilleure résilience face aux fluctuations des cours, l'internalisation économique des impacts écologiques, la vente des Services Ecosystémiques, la certification des pratiques, etc.

Augmenter ou diversifier la production, tout en minimisant l'impact sur l'environnement requiert des compétences techniques, des évaluations quantitatives, des comparaisons, des innovations afin de valoriser au

⁴ CAFNET: (EuropAid/121998/C/G: 10/2006-09/2009) "Connecting, enhancing and sustaining environmental services and market values of coffee agroforestry in Central America, East Africa and India." Coordinator Philippe Vaast.: <http://www.worldagroforestry.org/eastafrica/programs/cafnet>

⁵ Ex. Projet ANR INTENSIFIX (JP Bouillet)

mieux les ressources et de profiter des effets de facilitation entre espèces. Beaucoup d'observations, de modélisation et d'expérimentation seront nécessaires pour concevoir et raffiner ces nouveaux systèmes, pour les tester auprès des acteurs agricoles et forestiers, ou pour leur permettre d'évoluer face aux changements globaux.

1.1.7 *Objet du présent mémoire*

L'objet du présent mémoire est de montrer comment nos travaux et nos collaborations ont tenté d'évaluer et de comprendre les déterminismes de la productivité de systèmes pérennes et agroforestiers tropicaux pour différents aspects (croissance, cycles, durabilité, carbone, eau, services écosystémiques en général...), à différentes échelles d'espace et de temps (de l'organe à la plante, l'écosystème, les biomes), pour différents types de plantes (arbres à bois, arbres à fruits, plantes herbacées), dans différents types d'écosystèmes (parcs agroforestiers, plantations agroforestières, plantations monospécifiques...) et de simuler cette productivité à l'aide de modèles à vocations diverses (descriptive, bilans, changement d'échelle, effets des changements globaux, vulnérabilité et adaptation, intensification écologique...).

L'enjeu est de contribuer à comparer l'efficacité d'utilisation des ressources (eau, nutriments, lumière) entre systèmes alternatifs (par exemple café de plein soleil ou sous ombrage, café à bas ou haut niveau d'intrants, café organique) avec l'objectif d'améliorer cette efficacité, d'évaluer quantitativement les SE (par exemple régulation du débit des rivières, érosion, séquestration de C) ou même d'aider à les internaliser la valeur de ces SE dans les bilans économiques.

1.2 Productivité à l'échelle de la feuille

La photosynthèse est l'étape d'acquisition du carbone, c'est l'un des déterminants principaux de la productivité végétale et il est essentiel d'en connaître les mécanismes et les facteurs limitants.

$$A_n = V_c - R_l - R_d = V_c - 0.5V_o - R_d \quad \text{Eq. 1}$$

avec : A_n : photosynthèse nette ; V_c : vitesse de carboxylation par la RUBISCO ; V_o : vitesse d'oxygénation par la RUBISCO ; R_l : respiration à la lumière = photorespiration ; R_d : respiration à l'obscurité.

Nous n'avons pas travaillé à l'échelle du chloroplaste, et en soi, l'échelle de la feuille est déjà une grande étape d'intégration, en ce qui concerne l'absorption de la lumière, la diffusion des gaz et le double échange entre transpiration et entrée sur carbone. A cette échelle foliaire, beaucoup de facteurs nutritionnels (disponibilité en N, P, K, en éléments minéraux), morphologiques (épaisseur totale, cuticule, conductance de couche limite, poils...), anatomiques (densité et ouverture des stomates, compartimentation ou non, épaisseur du parenchyme palissadique...), biochimiques, photochimiques vont jouer sur les performances photosynthétiques. Les performances photosynthétiques des arbres, exprimées par leur assimilation nette de CO_2 en conditions optimales, sont ordinairement inférieures à celles de nombreuses plantes herbacées (Ceulemans and Saugier, 1991). Les limitations de la photosynthèse expliquant de telles différences pourraient être d'ordre :

- ✓ biochimique, et affecter l'activité de la RUBISCO ou la concentration de RUBISCO (dépendante notamment des ressources en azote), la vitesse de carboxylation par rapport à la vitesse d'oxygénation (la photorespiration), la vitesse de régénération du RuBP, la respiration à l'obscurité ou encore l'utilisation de trioses-P...
- ✓ photochimique, liées à la chaîne de transport d'électrons, à l'efficacité des photosystèmes II, à la vitesse de transfert linéaire d'électrons, à la dissipation de l'énergie lumineuse reçue en excès...
- ✓ diffusionnel, dans ce cas elles impliqueraient des conductances foliaires faibles, limitant la diffusion du CO_2 vers la RUBISCO...

On sait que la conductance stomatique n'est pas la seule composante de la conductance foliaire totale pour la diffusion du CO_2 entre l'atmosphère et les sites de carboxylation chloroplastiques. Le modèle de (Gaastra, 1959) inspiré de la loi de Fick relative aux échanges diffusionnels permet de relier assimilation nette (A_n) et fractions molaires de CO_2 dans les divers compartiments, au moyen de conductances :

$$A_n = g_t \cdot (C_a - C_c) = g_s \cdot (C_a - C_i) = g_m \cdot (C_i - C_c) \quad \text{Eq. 2}$$

avec : A_n : photosynthèse nette ; $g_{t,s,m}$ = conductance foliaire totale, stomatique (incluant couche limite) et mésophyllienne, respectivement ; $C_{a,i,c}$: fractions molaires de CO_2 dans l'air, l'espace mésophyllien et le stroma chloroplastique, respectivement.

Dans la plupart des études sur les échanges gazeux, on considère que la concentration mésophyllienne en CO_2 (C_i) est très voisine de C_c , et on se contente de construire des relations A/C_i . Cette hypothèse simplificatrice est sujette à caution, en particulier pour les feuilles coriaces, comme celles de nombreux arbres. Chez les chênes notamment, on constate fréquemment que la pente de la relation A/C_i , qui est typiquement positive en conditions normales, devient nulle, voire négative en conditions de sécheresse. C_i ne peut donc plus expliquer la chute de la photosynthèse en conditions de sécheresse. De nombreux auteurs considèrent que dans ces conditions, la valeur de C_i calculée est artéfactuelle. C'est en réalité C_c qu'il faudrait considérer pour expliquer correctement la limitation de la photosynthèse. La diffusion du CO_2 vers l'espace intra-chloroplastique et sa concentration dans le stroma (C_c) limite donc directement la photosynthèse. Au cours de l'année du DEA (stage à l'INRA-Nancy encadré par Erwin Dreyer, Daniel Epron, Patrick Gross), nous avons travaillé sur la réponse d' A_n , $C_{a,i,c}$, $g_{t,s,m}$, R_i , R_d de quelques espèces d'arbres soumis à une sécheresse édaphique, ceci pour des juvéniles en pot, à l'échelle foliaire et en chambre climatisée (conditions semi-contrôlées) (Roupsard 1993). Nous avons approché $C_{a,i,c}$, $g_{t,s,m}$, R_i à l'aide d'expériences d'échanges gazeux combinées à la fluorescence de la chlorophylle, en conditions normales ou en empêchant la photorespiration (Ridolfi et al., 1996; Roupsard et al., 1996a). Pour obtenir C_c , il est nécessaire de connaître la vitesse d'oxygénation de la RUBISCO (photorespiration). Une feuille vivante et toujours attachée au plant était introduite dans une cuvette entièrement régulée pour la mesure des échanges gazeux foliaires et soumise simultanément à la mesure de l'émission de fluorescence par la chlorophylle. Nous avons mesuré l'efficacité quantique des photosystèmes II (Φ_{II} : rendement quantique du transfert de l'énergie d'excitation du P680 sous forme d'un électron vers l'accepteur primaire, Q_A ; Φ_{II} est le produit de la proportion des centres ouverts (qp) par l'efficacité des centres ouverts (Φ_p), les deux termes diminuant quand la feuille est soumise à la lumière) par fluorescence :

A l'obscurité :

$$\Phi_{II} = \Phi_p = \frac{(F_m - F_o)}{F_m} \quad \text{Eq. 3}$$

A la lumière

$$\Phi_{II} = q_p \cdot \Phi_p = q_p \cdot \frac{(F_m' - F')}{F_m'}$$

avec : Φ_{II} : efficacité quantique des photosystèmes II ; Φ_p : efficacité quantique des centres ouverts ; q_p : proportion de centres ouverts = quenching photochimique ; F_m : fluorescence maximale obtenue par application d'une lumière saturante après une période d'obscurité ; F_o : fluorescence de base obtenue par application d'une lumière modulée de faible intensité à l'obscurité ; F' : fluorescence obtenue par application d'une lumière actinique continue ; F_m' : fluorescence obtenue par application d'une lumière saturante superposée à la lumière

actinique continue.

En conditions non-photorespiratoires (1% O₂) nous avons corrélé Φ_{II} à l'efficacité du transport des électrons (calculée d'après les échanges gazeux, et égal au rapport du flux total d'électrons, JT, sur le rayonnement incident) (Genty et al., 1989) (**Fig. 1**).

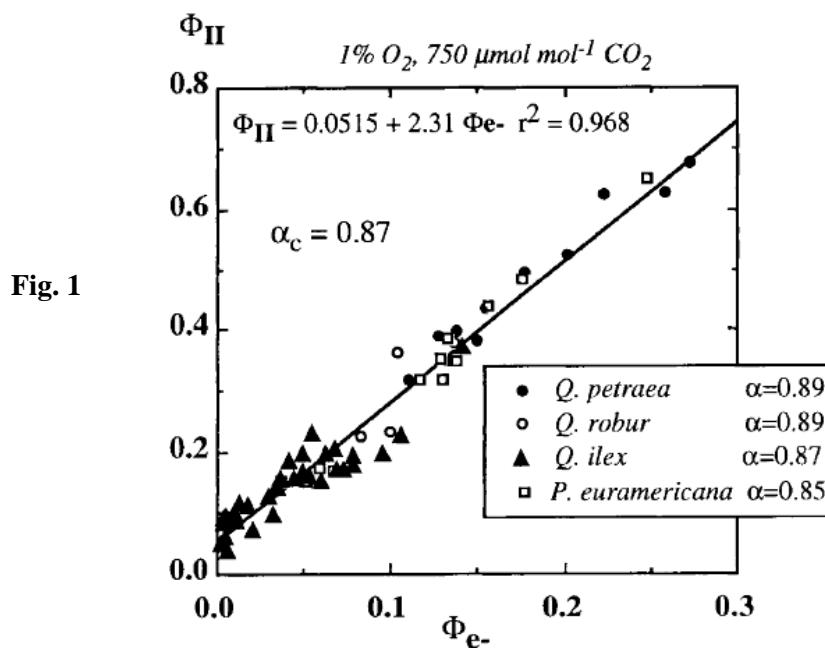


Fig. 1. Relationship between the photochemical efficiency of PS II (Φ_{II}), and the apparent quantum yield of light driven electron transport (Φ_{e-}), as measured on leaves from different species at 1% O₂ and 700 μmol mol⁻¹ CO₂. Each symbol represents a single measurement. Changes were obtained during the measurement of light response curves for all species, and additionally during a drought cycle on *Q. ilex*. The theoretical leaf absorptance calculated from the relationship (see eq [4] in the text) (α_c) is reported, as well as the values measured on the adaxial surface of leaves of each species with a spectroradiometer (α).

Source : Rounsard O., Gross P. and Dreyer E. 1996. Limitation of photosynthetic activity by CO₂ availability in the chloroplasts of oak leaves from different species and during drought. *Annals of Forestry Sciences* 53: 243-254.

En conditions normales (21% O₂), nous avons également mesuré Φ_{II} , et calculé la part de JT utilisée pour la carboxylation (J_c) et pour l'oxygénation (J_o) (Peterson, 1989). Le rapport J_c/J_o permet de calculer C_c (Farquhar et al., 1980). Nous établis les relations A/C_i , A/C_c pour plusieurs chênes. Nous avons également suivi l'évolution de C_i et C_c au cours d'une sécheresse édaphique contrôlée sur deux chênes. La valeur de C_c est apparue nettement inférieure à celle de C_i chez les chênes, ce qui pourrait s'expliquer par une résistance mésophyllienne substantielle à la diffusion du CO₂ en phase liquide. Sans stress, C_c est de l'ordre de 40 % de la concentration dans l'air, alors que C_i est de l'ordre de 65 %. Ce résultat confirme l'importance de prendre en compte C_c et non C_i dans l'étude des limitations de la photosynthèse pour ce type de feuilles.

En cours de sécheresse, C_i augmente et C_c diminue (**Fig. 2**) : cette chute de C_c permet de retrouver le modèle classique d'une limitation diffusionnelle de la photosynthèse au cours de la sécheresse. Bien entendu, cela reste compatible avec l'hypothèse d'un ralentissement des autres processus, biochimiques notamment. La conductance mésophyllienne apparaissait sensible à la sécheresse et à la lumière, mais pas à l'enrichissement en CO_2 . La photorespiration de ces chênes était de l'ordre de deux à trois fois plus élevée que la respiration à l'obscurité.

Fig. 2

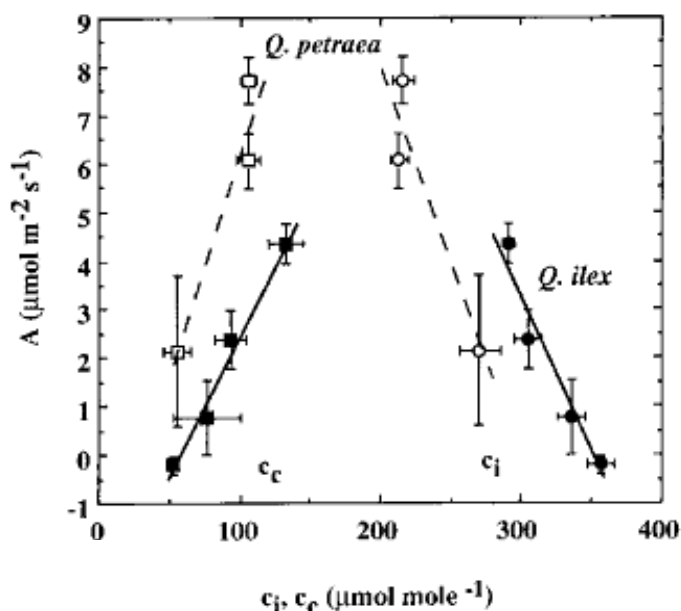


Fig 4. Relationship between intercellular (c_i) or chloroplastic (c_c) CO_2 mole fractions, and net assimilation rates (A) measured on leaves of potted seedlings of *Q. petraea* and *Q. ilex* during a drought-induced decline of A . Each value is the mean \pm SE of three to 14 individual measurements. Temperature: 22 °C; c_a : 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$; PFD : 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Source : Roupsard O., Gross P. and Dreyer E. 1996. Limitation of photosynthetic activity by CO_2 availability in the chloroplasts of oak leaves from different species and during drought. *Annals of Forestry Sciences* 53: 243-254.

En l'absence de sécheresse (conditions hydroponiques), la fermeture des stomates a pu être induite chez *Quercus robur* via une carence calcique (Ridolfi et al., 1996). Consécutivement, A a diminué, mais le rapport A/g , ou encore C_i n'ont pas été touchés. En revanche, une chute de C_c a accompagné celle de g . Cette expérience a mis en évidence une dépendance directe de A à l'égard de C_c , et non de C_i .

Enseignements et perspectives

- ✓ la photosynthèse foliaire, donc l'acquisition du C est déterminée par la carboxylation, la photorespiration et la respiration des feuilles à l'obscurité. Elle est donc limitée par la biochimie (RUBISCO, donc en particulier par l'azote foliaire), par la lumière (en particulier sa disponibilité mais aussi son interception et son absorption) et sa conversion en transfert d'électrons (intégrité de la chaîne de transporteurs, efficacité des centres photochimiques, teneurs en chlorophylles), mais enfin et surtout la disponibilité du CO₂ au niveau des sites de carboxylation de la RUBISCO, elle-même dépendante des conditions de diffusion dans la feuille.
- ✓ beaucoup d'arbres expriment des niveaux de photosynthèse plutôt bas en comparaison des herbacées en C3 (et aussi en C4), dont une des explications possibles serait des conductances mésophylliennes plus faibles, générant une perte de concentration importante entre les espaces mésophylliens et intra-chloroplastiques. A ma connaissance, il y a eu assez encore peu de prise en compte de ce facteur de limitation dans les modèles de photosynthèse de feuille, même si les études se sont développées depuis les années 2000, et encore moins en ce qui concerne les modèles de couvert. Or, les SVAT sont censés être mécanistes, en particulier ceux qui sont voués à simuler les effets des changements climatiques (sécheresse, augmentation du CO₂, augmentation de la température) sur le bilan de C ou la productivité des couverts. Quelle est la sensibilité de g_m à ces facteurs climatiques ? Quelle est la sensibilité des SVAT à la non-prise en compte de l'effet g_m ?
- ✓ A l'échelle du couvert, la photorespiration a été peu ou pas étudiée à notre connaissance. Est-il envisageable de l'étudier par fluorescence, en proxy ou bien en télédétection ? Quelle est sa part relative dans la respiration de l'écosystème ? Quelle est sa sensibilité aux changements climatiques (sécheresse, augmentation du CO₂, augmentation de la température) ? Les SVAT dédiés à l'impact des changements climatiques sont-ils capables de prendre en compte ces effets éventuels ?

1.3 Productivité à l'échelle des arbres entiers : point focal sur *Faidherbia (Acacia) albida*

A l'échelle plante entière, les points clés pour expliquer la productivité sont l'influence des déterminants biotiques (architecture aérienne et souterraine, LAI, interception de la lumière, nutrition carbonée et minérale, symbioses, herbivorie, ...) et abiotiques (climat, sol, fertilité, ressource hydrique...) sur l'acquisition du C (photosynthèse de couvert ou Gross Primary Productivity, GPP), la partition entre productivité primaire nette (NPP) et respiration autotrophe, l'allocation du C et des éléments minéraux entre compartiments en croissance et mortalité (litières). L'allocation du C est par ailleurs influencée par les modes de gestion (fertilisation, irrigation, tailles...). Les réserves carbonées et minérales (nature, stocks et dynamiques) jouent un rôle singulier dans le cycle du C des arbres et des plantes pérennes.

Faidherbia albida (syn. *Acacia albida*, Mimosoideae) est un arbre Africain des zones sèches, typique des parcs agroforestiers de zone soudano-sahélienne. Son aire de distribution est très vaste, condition favorable à une importante diversité génétique. Compte-tenu de son intérêt agroforestier (phénologie inversée c'est-à-dire croissance et production en saison sèche, faible compétition avec les cultures, fixation d'azote, production de fourrage en saison sèche,...), il a fait l'objet de très nombreuses études et en particulier d'importants essais d'amélioration génétique, notamment par l'ex-CTFT. La tolérance à la sécheresse de *Faidherbia* apparaissait déterminante pour expliquer les performances relatives des diverses provenances, mais elle était très mal comprise. Le CIRAD-Forêt a financé ma thèse sur ce sujet, dans le cadre d'une étroite collaboration scientifique entre l'ex UR Diversité et Amélioration Génétique du CIRAD-Forêt (H. I. Joly) et l'ex. Unité Bioclimatologie et Ecophysiologie Forestières de INRA-Nancy (E. Dreyer).

1.3.1 Productivité, efficience d'utilisation de l'eau et fixation de l'azote d'arbres adultes

Faidherbia présente une phénologie inversée à l'état adulte (feuillaison, fructification et croissance en cours de saison sèche). Cette singularité méritait d'être appréhendée sous l'angle de la stratégie de l'acquisition et de l'utilisation des ressources en eau et azote. Ceci a été étudié en parc agroforestier (Burkina Faso), sur des spécimens adultes. *Faidherbia* possède un enracinement profond, c'est pourquoi on l'a parfois considéré comme une espèce phréatophyte (exploitant la nappe phréatique). Nous avons essayé de vérifier son état de dépendance à l'égard des pluies ou de la nappe à l'aide de la phénologie, de la croissance radiale, des profils d'enracinement, de la disponibilité en eau (potentiels hydriques, (Roupsard et al., 1996b)), de flux de sève et d'une technique de traçage isotopique dans la sève brute des profondeurs de prélèvement de l'eau ($\delta^{18}\text{O}$) (Roupsard et al., 1999). La ressource minérale, souvent répartie superficiellement dans les sols, est rendue indisponible pour les plantes lors du dessèchement de ces horizons. Nous avons donc supposé que la nutrition minérale de *Faidherbia* serait affectée durant les périodes sèches. Le cycle des teneurs en azote foliaire, la saisonnalité de la nodulation et de la

fixation de l'azote (abondance naturelle du ^{15}N , $\delta^{15}\text{N}$) ont également été mesurés. Une compréhension intégrée du fonctionnement hydrique et de la nutrition azotée a été recherchée, notamment par l'intermédiaire de l'efficacité d'utilisation de l'eau, estimée par la composition isotopique en carbone, $\delta^{13}\text{C}$.

Le parc agroforestier à *F. albida* de Dossi (Burkina Faso, 920 mm de pluies environ) a été choisi. Nous avons choisi une dizaine d'arbres peu ou pas émondés par les pasteurs afin de ne pas perturber les mesures écophysiologiques. La phénologie était typiquement inversée par rapport aux saisons pluvieuses (**Fig. 3**). Le potentiel hydrique de base est resté élevé (proche de l'optimum) tout au long de la saison sèche, indiquant que les arbres accédaient en permanence à des horizons de sol très bien pourvus en eau. Les racines descendaient jusqu'au voisinage de la nappe (-7 à -15 m selon les sites), et traversaient des horizons effectivement humides en permanence. La teneur isotopique en oxygène ($\delta^{18}\text{O}$) de l'eau des pluies, de la nappe et de la sève brute indiquait que les arbres absorbaient essentiellement au voisinage de la nappe (**Fig. 4**), sauf au moment des pluies, où ils pouvaient opérer un basculement vers la surface. Les arbres transpiraient intensément, notamment au début de la saison sèche. Mais la densité des arbres était faible, et la transpiration annuelle de la composante arbre des parcelles est restée inférieure à 5 % des pluies. En cours de saison sèche, la contrainte hydrique édaphique a augmenté modérément (légère diminution des potentiels hydriques de base, réduction de 50 % de la conductance hydraulique totale spécifique sol-feuilles). Les composantes édaphique et atmosphérique (augmentation du VPD) de la contrainte hydrique ont probablement contribué à la fermeture des stomates en cours de saison sèche. Nous avons peu rencontré de variabilité du fonctionnement hydrique des arbres à l'intérieur du parc entre le bas-fond et les plateaux, bien que la profondeur des nappes ait été très différente.

Une fermeture des stomates augmente le plus souvent le rapport de l'assimilation à la conductance stomatique, A/g , et corrélativement, la composition isotopique en carbone, $\delta^{13}\text{C}$ (ou diminue la discrimination isotopique, $\Delta^{13}\text{C}$). A/g est l'équivalent de C_i/C_a , qui influence Δ . Δ intègre les variations de C_i/C_a dans la biomasse (Farquhar et al., 1989) :

$$\Delta = a + \left[(b - a) \cdot \frac{C_i}{C_a} \right] + d \quad \text{Eq. 4}$$

Avec a , b : coefficients de discrimination de $^{13}\text{CO}_2$, lors de la diffusion stomatique du CO_2 ($a = 4,4 \text{ ‰}$), et lors de la fixation ($b = 27 \text{ ‰}$) chez les plantes C_3 (Farquhar et al, 1982) ; d : autres discriminations du carbone, souvent négligeables.

Nous avons suivi les variations saisonnières de $\delta^{13}\text{C}$ dans les feuilles. $\delta^{13}\text{C}$ a en réalité diminué de 1‰ en cours de saison sèche, contrairement à ce que nous attendions. Comment expliquer une diminution de A/g en cours de saison sèche alors que les potentiels de base et les flux de sève indiquaient que la conductance stomatique diminuait ? Une possibilité serait que la photosynthèse, A , ait pu être affectée encore plus rapidement que g .

Fig. 3

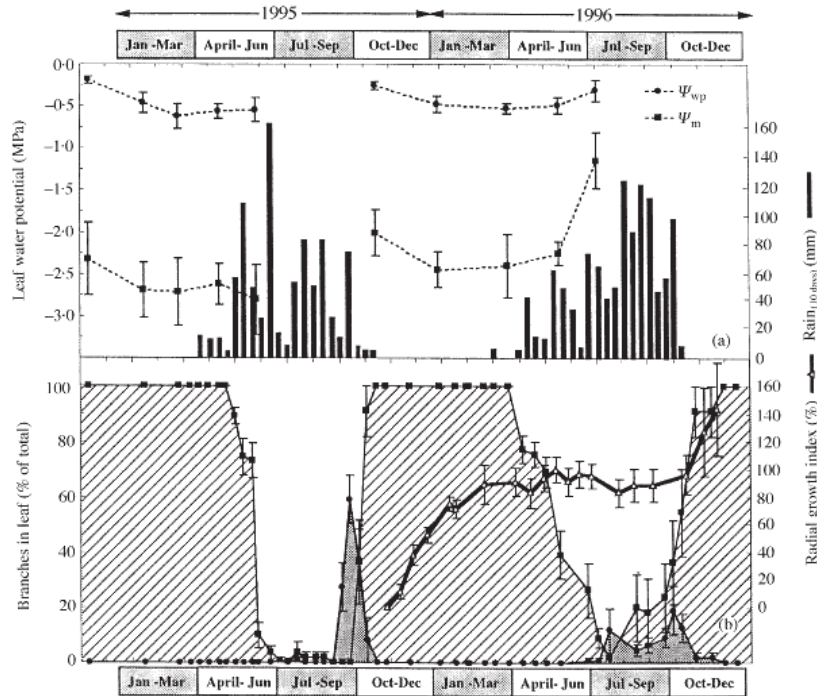


Fig. 3. Rain, water potential, phenology and radial growth of *F. albida* during the course of two successive years. (a) Rainfall (cumulated over 10 day periods), predawn (Ψ_{vp}) and midday (Ψ_m) leaf water potential (mean \pm SD). (b) Fraction of branches bearing newly formed (grey area), or mature leaves (hatched area) and relative radial growth index (mean \pm SE). $n = 11$ trees.

Source : Roupsard O., Ferhi A., Granier A., Pallo F., Depommier D., Mallet B., Joly H.I. and Dreyer E. 1999. Reverse phenology and dry-season water uptake by *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. in an agroforestry parkland of Sudanese west Africa. *Functional Ecology* 13: 460-472.

Fig. 4

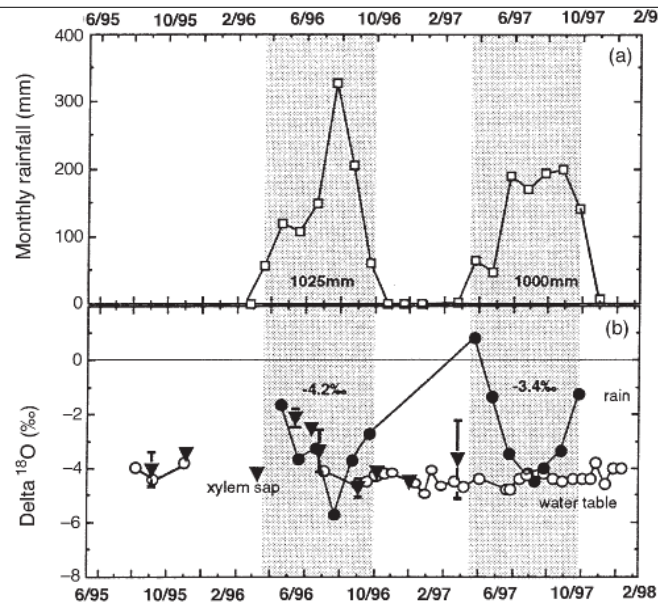


Fig. 7. Seasonal variability of the isotopic composition ($\delta^{18}O$) of water oxygen. (a) rainfall (cumulated monthly); (b) $\delta^{18}O$ of rain water (symbols, monthly mean of individual rain compositions weighted by corresponding rain amount; text, annually weighted mean), of the deep water-table (white) and of xylem sap (triangles, mean \pm SD; $N = 2-8$ trees).

Nous avons envisagé un déterminisme azoté de l'augmentation de A/g et de la chute présumée de A en cours de saison sèche car la teneur foliaire en azote a chuté de 50 % en saison sèche. *F. albida* n'absorbait et ne fixait probablement l'azote que dans une étroite "fenêtre" correspondant à l'initiation foliaire, lorsque les horizons de surface sont encore humectés, que l'azote de surface reste mobilisable, et que les nodules sont abondants et roses. $\delta^{15}\text{N}$ des feuilles était effectivement plus faible au moment du pic de nodulation (fin de saison des pluies) qu'en fin de saison sèche, indiquant que *Faidherbia* fixait mais probablement de façon temporaire. La croissance radiale s'est arrêtée précocement en cours de saison sèche, avant la chute des feuilles. La chute des feuilles a commencé après les nouvelles pluies, elle serait donc indépendante de la sécheresse édaphique : en revanche, l'étroite "fenêtre" annuelle d'assimilation et de fixation de l'azote serait une des conséquences de la phénologie inversée de *Faidherbia albida*, et pourrait limiter la croissance par défaut nutritionnel.

Enseignements et perspectives

- ✓ une approche intégrée, hydrique+croissance+nutrition est recommandable pour interpréter des résultats inattendus de $\delta^{13}\text{C}$. En outre, il faudrait confirmer que A/g baisse effectivement en saison sèche, ceci directement par échanges gazeux. Une question est de savoir si $\delta^{13}\text{C}$ de la matière sèche des feuilles est un indicateur suffisamment précis pour suivre la saisonnalité de A/g, compte-tenu de la durée de vie des feuilles (qui franchissent probablement toute la saison sèche). Eventuellement, il faudrait envisager de suivre le $\delta^{13}\text{C}$ de produits de la photosynthèse.
- ✓ la technique du traçage isotopique dans la nappe, le sol et la sève est intéressante mais limitée si l'on n'utilise qu'un seul isotope (ici l'oxygène), car plusieurs horizons de sol peuvent présenter des compositions isotopiques voisines, en particulier si les systèmes racinaires sont profonds et qu'on suit les profils isotopiques sur tout le profil racinaire (au-delà du classique gradient de surface induit par l'évaporation du sol). Il faudrait donc au minimum mesurer le deutérium en même temps, en espérant que les profils des deux outils isotopiques ne soient pas corrélés.
- ✓ la technique $\delta^{18}\text{O}$ est assez lourde à mettre en œuvre, surtout l'étape d'extraction à l'aide d'une ligne sous vide et de neige carbonique (3-4 h par échantillon). L'autre étape limitante, celle de la mesure de la composition isotopique, gagnerait à être réalisée par diode laser.
- ✓ Une des pistes non-explorées durant ce travail était l'existence ou non de redistributions hydrauliques entre les horizons humides et secs du sol (Dawson, 1993). C'est typiquement le genre d'approche qui serait intéressante pour étudier la possibilité pour *Faidherbia* de mobiliser de l'azote de surface en saison sèche ou d'apporter de l'eau aux cultures à l'intersaison.

1.3.2 Productivité, efficacité d'utilisation de l'eau et fixation de l'azote de juvéniles en pot

La seconde partie de la thèse fut fondée sur des essais pratiqués en conditions semi-contrôlées, afin de décrire la variabilité génétique des caractères écophysiologiques au stade jeune plant (transpiration, photosynthèse, allocation de carbone, efficacité d'utilisation de l'eau, fixation d'azote), caractères potentiellement liés à la tolérance à la sécheresse. Si les *faidherbias* adultes ont accès à des ressources en eau profondes qui leur permettent de fonctionner en saison sèche, la phase d'installation des juvéniles apparaît beaucoup plus critique, tant que le pivot n'a pas atteint la nappe. Des essais multilocaux d'amélioration génétique de *faidherbia* tendaient à montrer que les provenances à croissance potentiellement rapide avaient de médiocres performances dans les zones les plus sèches, en particulier pour le taux de survie. Nous sommes partis de l'hypothèse que les juvéniles subissaient plusieurs périodes de sécheresse intense avant d'acquérir leur autonomie pour l'eau, et que certaines provenances présentaient des stratégies de croissance et d'acquisition des ressources plus viables en situation de contrainte hydrique. Nous avons recherché plus particulièrement les interactions *génotype x environnement*, afin de proposer des interprétations écophysiologiques aux résultats des essais multilocaux d'amélioration génétique au champ.

Nous choisis sept provenances à croissance initiale et survie contrastées au champ, et croisés les effets *Provenance*, *Disponibilité en eau du sol* et *Fertilisation*. Des essais en pot ont été menés dans des conditions climatiques très contrastées : (i) en milieu très favorable à la croissance, mais sans nodulation (serre régulée, fertilisation optimale, INRA-Nancy, France) ; (ii) en conditions proches des conditions naturelles, caractérisées par une sécheresse de l'air intense, des conditions édaphiques pauvres mais favorables à la nodulation (pépinière, sol sableux, IRBET-Ouagadougou, Burkina Faso). Nous avons enregistré la croissance, la transpiration (par la méthode pesée-restitution d'eau), et calculé l'efficacité intégrée d'utilisation de l'eau, W (rapport de la masse sèche à la transpiration finale). Nous avons mesuré également les échanges gazeux à l'échelle foliaire (LiCor 6200). Sur la matière sèche des plants entiers, nous avons mesuré $\delta^{13}\text{C}$. A Ouagadougou, des eucalyptus témoins (non-fixateurs) ont été élevés dans les mêmes conditions. La comparaison de $\delta^{15}\text{N}$ des *faidherbias* et des eucalyptus a permis d'estimer les pourcentages d'azote fixé.

Les provenances vigoureuses présentaient une surface foliaire et une transpiration plus importantes (**Fig. 5**) et investissaient moins dans la croissance racinaire (Roupsard et al., 1998). Les écarts de vigueur entre provenances étaient importants dans le site favorable (Nancy), mais très réduits pour les mêmes provenances sur le site plus contraignant de Ouagadougou : les provenances vigoureuses perdaient une grande partie de leurs avantages de croissance en conditions contraignantes, trahissant leur faible rusticité. Ces éléments semblent essentiels pour interpréter leur médiocre survie constatée en zone sèche. Nous n'avons pas trouvé de relation univoque entre l'efficacité d'utilisation de l'eau et les caractères liés à la croissance ou à la tolérance à la sécheresse, mis-à-part la proportion de feuilles, ou leaf mass ratio, LMR (**Fig. 6a**). W ne serait donc pas d'un grand secours pour la sélection précoce de génotypes. En revanche, intérêt plus fondamental, nos travaux ont permis d'illustrer et d'interpréter la variabilité des relations liant l'efficacité d'utilisation de l'eau à la discrimination isotopique du carbone, Δ . Δ peut être corrélé négativement à W selon l'expression générale de (Farquhar and Richards, 1984), et (Farquhar et al., 1989) :

$$W_t = \frac{C_a}{1.6v} \cdot \frac{b - \Delta}{b - a} \cdot \frac{(1 - \Phi_c)}{(1 + \Phi_w)} \cdot \frac{2}{3k} \quad \text{Eq. 5}$$

Avec : W_t : efficacité de transpiration intégrée, exprimée en rapport de matière sèche produite sur eau consommée ($g_{MS} \text{ kg}_{H_2O}^{-1}$) ; C_a : fraction molaire de CO_2 atmosphérique ($\mu\text{mol mol}^{-1}$) ; v : différence de fraction molaire de vapeur d'eau entre les sites sous-stomatiques (à saturation) et l'atmosphère ($\mu\text{mol mol}^{-1}$) ; Φ_c : proportion de carbone assimilé perdu par respiration, allocation aux symbiontes, exsudation, turnover des racines, etc. ; Φ_w : proportion de vapeur d'eau perdue indépendamment de la photosynthèse, ; k : teneur en carbone de la biomasse ($g_C \text{ g}_{MS}^{-1}$) ; ; $2/3$: rapport des masses moléculaires C (g_C) sur H_2O (g_{H_2O}).

Dans la partie droite de l'équation 5, on voit apparaître clairement un premier terme environnemental, et trois termes physiologiques, dont le premier est lié aux échanges gazeux.

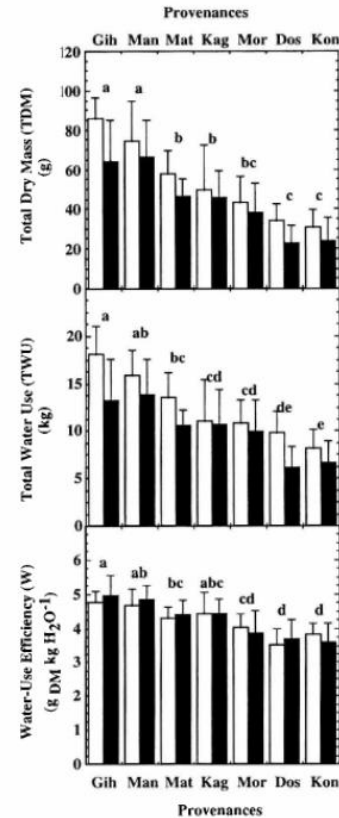
La relation entre W et sa composante photosynthétique, A/g, intégrée dans Δ est théoriquement bonne si :

- v , Φ_c , Φ_w et k ne perturbent pas la relation,
- la respiration ne discrimine pas, ce qui est généralement supposé.

Dans le cas des jeunes faidherbias, les différences inter-provenances d'efficacité d'utilisation de l'eau W, d'A/g et de Δ étaient significatives mais modérées. A/g était meilleur pour les provenances les plus vigoureuses, un fait confirmé par Δ . Mais la relation entre W et Δ différait entre traitements sec et humide (**Fig. 6b**), probablement en raison de différences dans les processus non-photosynthétiques. Les provenances vigoureuses, qui fixaient davantage d'azote, présentaient des valeurs de W plus faibles pour un même Δ . Des pertes de carbone, liées peut-être aux exigences de la symbiose pourraient expliquer ceci. La relation entre W et Δ testée sur les deux sites, différait principalement à cause des différences de déficit de saturation de l'air. La relation entre A/g et Δ semblait conservée au contraire. Nous en concluons qu'il existait un lien étroit entre A/g et Δ justifiant l'utilisation de $\delta^{13}C$ sur le terrain pour estimer A/g, mais pas pour estimer W.

Fig.5

Total dry mass (TDM), total water-use (TWU), and water-use efficiency (W) of potted seedlings from seven provenances of *Faidherbia albida* after 6 months of growth in a greenhouse. Seedlings were either well-watered (open bars) or droughted (dark bars). Statistics correspond to the well-watered treatment: means with the same letter were not significantly different ($\alpha = 0.05$), and no provenance \times watering regime interactions were recorded. Error bars indicate SD. For the list of provenances, see table I. $N = 7-10$ replicates per treatment.



Source : Roupsard O., Joly H.I. and Dreyer E. 1998. Variability of initial growth, water-use efficiency and carbon isotope discrimination in seedlings of *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev., a multipurpose tree of semi-arid Africa. Provenance and drought effects. *Annals of Forestry Sciences* 55: 329-348.

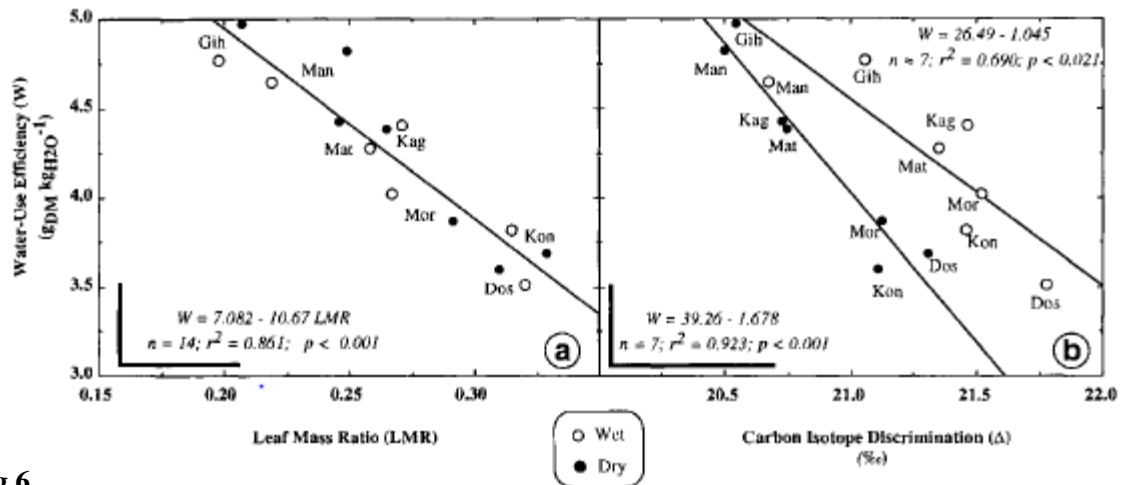


Fig.6

Figure 5. Correlations between mean water-use efficiency (W) and a) leaf-to-total dry mass ratio LMR, b) plant carbon isotope discrimination (Δ), as recorded on the seedlings from seven provenances of *Faidherbia albida*, that were either well-watered (open symbols) or droughted (dark symbols), after 6 months of growth in a greenhouse. Error bars indicate a mean value of SD. For the list of provenances, see table I. $N = 7-10$ replicates per treatment.

Enseignements et perspectives

- ✓ la relation entre A/g et Δ foliaire semble présenter un caractère assez stable, conformément à la théorie générale, ce qui fait donc de Δ un auxiliaire utile pour documenter les variations de A/g dans l'espace ou dans le temps, et détecter des problèmes hydriques ou de nutrition.
- ✓ Le compartiment où est mesuré Δ est important et reflète des niveaux d'intégration variables, entre compartiments de la plante et dans le temps : on s'attend par exemple à des corrélations meilleures entre A/g et Δ des sucres néo-synthétisés, moindre dans les réserves (amidon), dans la feuille entière, ou dans la plante entière. Il sera important d'accéder à Δ de tous ces compartiments (par exemple après extraction des sucres), et même au Δ de l'air (mesure en ligne).
- ✓ en revanche, le lien entre W et A/g , ou entre W et Δ semble beaucoup plus sensible aux conditions ambiantes. W est un caractère très intégré, sensible non-seulement à l'acquisition du C (photosynthèse) mais aussi à son allocation dans la plante, aux pertes non-photosynthétiques de C , aux symbioses, aux conditions de VPD, etc.
- ✓ W variait relativement peu chez *Faidherbia*, alors que les caractères intéressants à sélectionner (vigueur initiale, tolérance à la sécheresse, fixation d'azote..) variaient beaucoup entre provenances. De plus, le lien entre W et ces caractères paraît instable. Compte-tenu du fait que W est très difficile à mesurer sur arbres adultes, nous concluons que ce n'est pas un caractère très prometteur pour la sélection de *Faidherbia*.

1.4 Productivité à l'échelle de l'écosystème

1.4.1 Comment mesurer la productivité de l'écosystème ?

La productivité primaire nette d'un écosystème (net primary productivity, ou NPP) est la matière organique produite annuellement : NPP comprend la croissance sur pied (aérienne et souterraine) mais aussi les pertes mesurables (litières, exportations), ou difficilement mesurables (herbivorie, exsudats, composés organiques volatiles, etc.) :

$$NPP = \Delta_{DM} + L + Ex + P \quad \text{Eq. 6}$$

Où NPP est la productivité primaire nette, Δ_{DM} est la croissance, L est la production de litières (ou mortalité), Ex sont les exportations, P les pertes non mesurées.

- ✓ Pour les agronomes ou forestiers, NPP représente la croissance végétative et la production (récolte).
- ✓ Pour les écologues, NPP est l'un des moteurs essentiels du bilan de C des écosystèmes (NEP) et donc de la «séquestration du carbone» : le suivi de NPP permet de comprendre comment le carbone qui entre par photosynthèse est alloué entre les compartiments de l'écosystème (croissance sur pied aérienne et souterraine, litière, réserves).
- ✓ Pour les éco-physiologistes, la demande en C de l'écosystème ($NPP + R_a$, R_a étant la respiration autotrophe) doit en principe égaler l'offre en C (GPP ou photosynthèse), du moins à l'échelle de temps annuelle ou pluri-annuelle :

$$NPP = GPP - R_a \quad \text{Eq. 7}$$

Les réserves et leur dynamique sont incluses dans NPP théoriquement. En pratique, NPP est souvent mesurée par allométrie ($NPP_{allom.}$) et la dynamique des réserves reste souvent occulte. A l'échelle saisonnière, la dynamique du compartiment des réserves peut expliquer un décalage temporel entre $NPP_{allom.} + R_a$ et GPP.

Le ratio entre NPP et GPP, ou Carbon Use Efficiency ($CUE = NPP/GPP = 1 - R_a/GPP$) s'étend souvent entre 0.40 et 0.50 pour des plantations et des écosystèmes forestiers naturels (Amthor and Baldocchi, 2001). Néanmoins, la partition de la NPP entre la croissance (l'incrément de biomasse), la mortalité (la production de litières) ou les exportations peut être extrêmement variable selon l'espèce ou le type d'écosystème, affectant le destin du carbone fixé, à savoir biomasse, respiration hétérotrophe, C du sol ou C exporté.

- ✓ Enfin, pour les pédologues, la production de litières aériennes et souterraines, conséquence du turnover des organes, est la voie d'entrée principale du C dans les sols.

La **Fig. 7**, tirée d'un rapport didactique pour le projet CARBOAFRICA (Saint-André et al., 2007) reprend les flux principaux impliqués dans les cycles de carbone des écosystèmes. Les apports de litière au sol sont décomposés par les organismes et les microorganismes. La partie qui n'est pas oxydée est transférée à la matière organique de sol (MOS). L'émission de CO₂ par la décomposition de litières et l'oxydation de MOS ultérieure par des microorganismes de sol contribuent à la respiration hétérotrophe, R_h. En négligeant les lessivages de C organique dissous, le bilan de C du sol et de la litière peut être évalué par :

$$\Delta C_S + \Delta C_L = L - R_h \quad \text{Eq. 8}$$

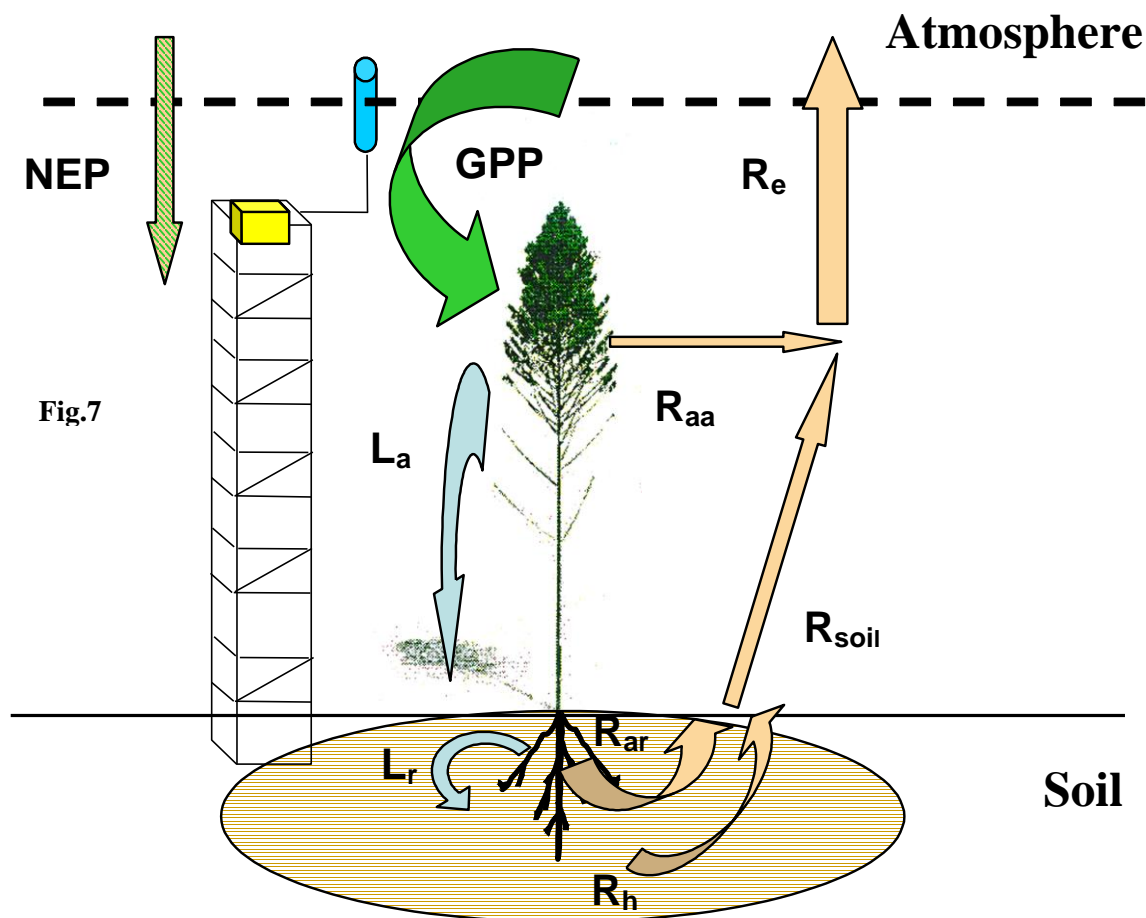
Une partie des litières est ainsi perdue par respiration hétérotrophe. La différence entre NPP et R_h contrôle la Net Ecosystem Productivity (NEP), ou bilan de C de l'écosystème (ici en considérant que les exportations sont négligeables) :

$$NEP = NPP - R_h = \Delta C_B + \Delta C_S + \Delta C_L \quad \text{Eq. 9}$$

La respiration totale de l'écosystème, R_e résulte de la respiration autotrophe et hétérotrophe (R_h). Le bilan net de CO₂ entre l'écosystème et l'atmosphère (NEE) est la différence entre l'assimilation CO₂ par photosynthèse et l'émission de CO₂ par la respiration de l'écosystème. Ce flux net est fortement variable à l'échelle journalière et saisonnière, mais il peut être mesuré en continu grâce à la méthode des corrélations turbulentes (eddy-covariance) et intégré dans le temps pour évaluer la Net Ecosystem Productivity (NEP) mensuelle ou annuelle :

$$NEP = GPP - R_e = GPP - R_a - R_h = \sum NEE \quad \text{Eq. 10}$$

Cette description rapide du cycle de carbone dans les écosystèmes forestiers montre que la séquestration peut être évaluée suivant deux approches principales : (i) en mesurant des changements de stocks de C (biomasse, sol, litières) avec l'âge de plantation, par exemple le long de chronoséquences et (ii) en mesurant les flux. Pour cette seconde approche, deux méthodes peuvent être distinguées selon les flux qui sont mesurés, la méthode eddy-covariance, qui mesure le flux net (NEE) entre la plantation et l'atmosphère et les méthodes qui mesurent NPP et R_h. Chacune de ces méthodes a ses propres avantages et inconvénients et permet de vérifier les autres par approche croisée (Malhi *et al.*, 1999; Grace *et al.*, 2001; Luyssaert *et al.*, 2009). Les méthodes basées sur des mesures de stocks exigent un lourd échantillonnage afin de tenir compte de la variabilité spatiale dans le sol et la biomasse. Elles peuvent être appliquées efficacement pour tester l'effet de changements d'usage des terres, ou le long de chronoséquences. Elles sont en principe des méthodes de référence, mais elle ne permettent pas de rentrer dans les processus, ni de vérifier le bouclage des bilans et négligent parfois des compartiments importants.



Le cycle de carbone des écosystèmes forestiers. Les flèches brunes représentent les flux de CO₂ sortants (respiration autotrophe, R_a venant des compartiments aérien R_{aa} et souterrain R_{ar} , la respiration hétérotrophe, R_h et la respiration d'écosystème, $R_e=R_a+R_h$). Les flèches vertes représentent les flux de CO₂ entrants (la production primaire brute, GPP). La Net Ecosystem Productivity, NEP, peut être un flux entrant dans les forêts en croissance (la séquestration), sauf pour certaines situations (après la coupe claire par exemple) quand R_e peut excéder GPP. Les flèches bleues représentent les flux internes de carbone liés à la mortalité et à la production de litières aérienne (L_a) ou à la production de litières souterraines (L_r). Les pertes de carbone par des composés organiques volatils (VOC), ou par le carbone organique dissous (DOC) ont été négligées et ne sont pas représentées. **D'après une figure originale de (Nouvellon *et al.*, 2006).**

Sources :

1/ Nouvellon, Y., Saint-André, L., Bouillet, J.P., Hamel, O., 2006. Carbon sequestration in fast growing tree plantations. Final Report for the EU-ULCOS (Ultra Low CO₂ Steelmaking) Project. Cirad, p. 45.

2/ Saint-André L., Rouspard O., Marsden C., Thongo M'Bou A., D'Annunzio R., De Grandcourt A., Jourdan C., Derrien D., Picard N., Zeller B., Harmand J.-M., Levillain J., Henry M., Nouvellon Y., Deleporte P., Bouillet J.-P. and Laclau J.-P. 2007. Literature review on current methodologies to assess C balance in CDM Afforestation/reforestation projects and a few relevant alternatives for assessing water and nutrient balance, as a complement to carbon sequestration assessments. EU-CARBOAFRICA STREP Project no. 037132 Report (WP 6.4): Quantification, understanding and prediction of carbon cycle. and other GHG gases. in Sub-Saharan Africa. 105nn

Les méthodes par flux sont exigeantes en termes de résolution temporelle mais permettent de documenter des processus et donc des modèles mécanistes. Elles exigent des installations lourdes et ne peuvent être appliquées sur de nombreux sites (actuellement environ 400 sites recensés dans le réseau FLUXNET). Elles présentent néanmoins des biais parfois substantiels, surtout pour estimer la respiration de l'écosystème la nuit (en conditions stables), en raison de phénomènes d'accumulation la nuit, d'écoulement ou d'advection. Elles sont néanmoins très indiquées pour paramétrer ou valider des modèles de fonctionnement des écosystèmes qui ensuite peuvent être extrapolés à l'échelle bassin versant, à la région, aux biomes voire au globe. Certains de ces modèles ont le potentiel de simuler l'impact des changements climatiques sur la répartition, la structure, et les fonctions des écosystèmes.

NPP occupe donc une position centrale pour la compréhension du fonctionnement, de la productivité ou de la séquestration de C des écosystèmes et a bénéficié de nombreuses études depuis les années 1960. Récemment, NPP a connu un regain d'intérêt au travers des projets de bilan de C des écosystèmes terrestres (FLUXNET, 2008), bénéficiant de bases de données actualisées (ORNL-DAAC, 2009), et de méta-analyses récentes (FLUXNET/ La Thuile) auxquelles notre équipe a participé.

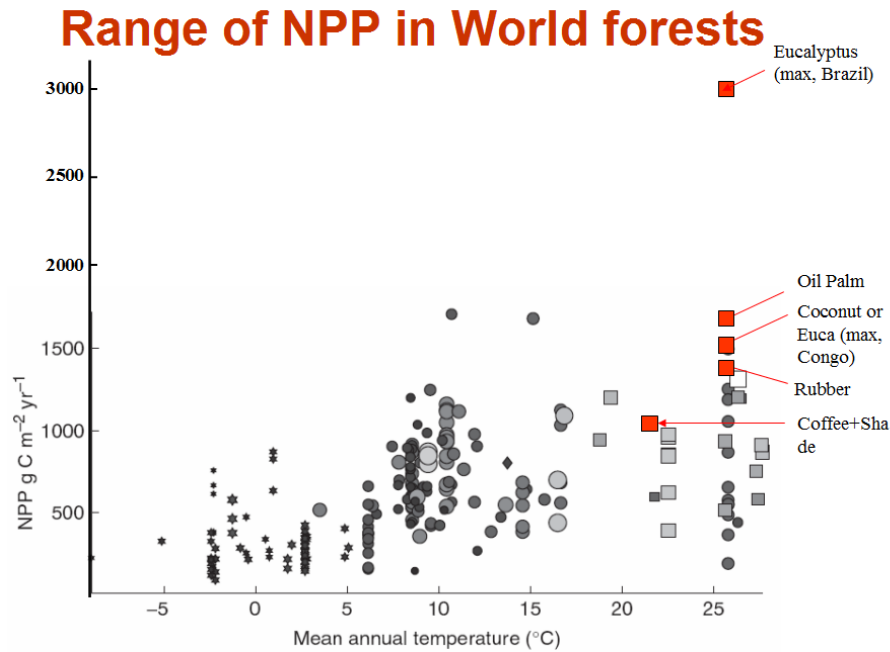
1.4.2 Partition de la productivité primaire nette (NPP), allocation du carbone

Au-delà de la répartition entre les grandes composantes de l'écosystème (arbres, sol, sous-bois), l'intensification écologique des ETP nécessite de comprendre les mécanismes d'acquisition et d'allocation du C, car la productivité et les bilans de C dépendent largement de l'allocation des ressources entre les parties récoltées ou non récoltées.

1.4.2.1 Variabilité de la partition de la NPP

Des différences très grandes de productivité (NPP, GPP, NEP) ont été observées entre les plantations pérennes tropicales ou les forêts naturelles du monde, au-travers de méta-analyses ([Luyssaert et al., 2007](#) ; [Roupsard et al., 2008b](#)) ; [Stape et al., 2008](#)). En fonction de la température moyenne annuelle de l'écosystème, NPP peut varier de quelques tC ha⁻¹ an⁻¹ seulement (zones boréales) à environ 15-17 tC ha⁻¹ an⁻¹ dans les forêts naturelles très productives, essentiellement des forêts tropicales humides sempervirentes (**Fig. 8**). Notons que la productivité de jeunes plantations de cocotier, de palmier à huile, d'eucalyptus ou d'hévéa serait comparable à celle de ces forêts naturelles, alors que la productivité du café agroforestier serait plutôt de l'ordre de 12 tC ha⁻¹ an⁻¹ (effet de températures plus basses en altitude (thèse de F. Charbonnier)?) ([Roupsard et al., 2007](#)). Les plantations d'eucalyptus du Brésil hautement fertilisées et irriguées (projet BEPP) atteindraient des productivités record, de l'ordre de 30 tC ha⁻¹ an⁻¹ ([Stape et al., 2008](#)).

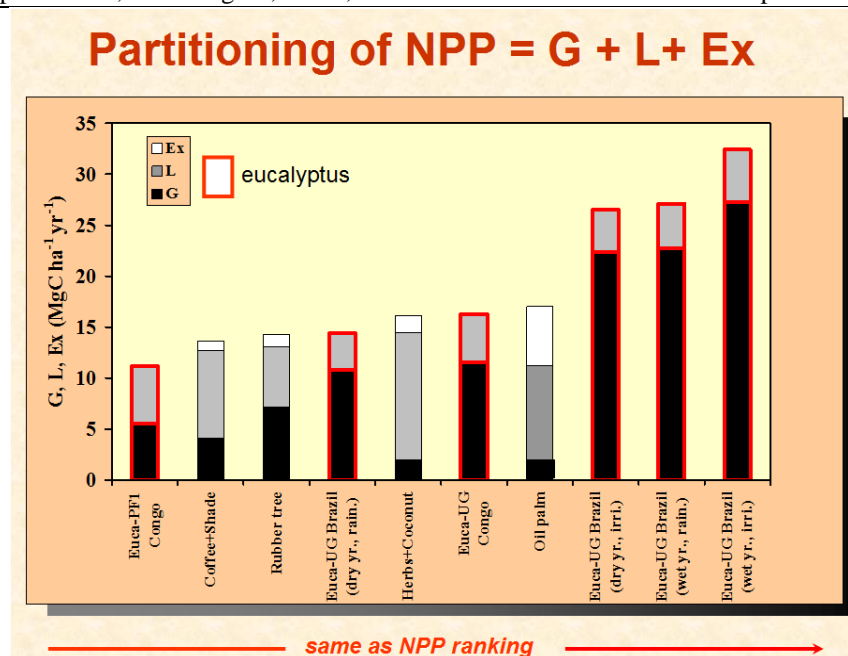
Fig.8



Gamme de Productivité Primaire Nette (NPP) dans les forêts du monde, en fonction de la température moyenne (modifié d'après Luysaert et al., 2007) . Quelques plantations pérennes de l'UPR80 on été comparées (carrés rouges) ainsi que de palmier à huile en Côte d'Ivoire (Dufrêne, 1989) et plantations d'eucalyptus au Brésil (Stape et al., 2008). Eucalyptus max correspond à ces plantations BEPP, irriguées et fertilisées

Source : Roupsard O., Nouvellon Y., Laclau J.-P., Epron D., Harmand J.-M., Vaast P., Hergoualc'h K., Jourdan C., Saint-André L., Thaler P., Lamade E., Gay F., Chantuma A., le Maire G., Hamel O. and Bouillet J.-P. 2008. Partitioning NPP into growth, litter and exports: impacts on ecosystem carbon fluxes. A review for tropical perennial plantations. . IUFRO: Productivity of tropical plantations, Porto Seguro, Bahia, Brasil.10-15 of November 2008.Oral presentation.

Fig.9



Partition de la Productivité Primaire Nette (NPP) entre la croissance (G = growth) la mortalité ou production de litières aériennes et souterraines (L) et les exportations (Ex). Gamme de plantations pérennes del'UPR80, de palmier à huile en Côte d'Ivoire (Dufrêne, 1989) et d'eucalyptus au Brésil (Stape et al., 2008) montrant un fort gradient de NPP et de sa partition

La productivité primaire nette (NPP) représente de manière prévisible environ 50% de la productivité primaire brute (GPP) pour la plupart des plantes. Toutefois, la partition de la NPP entre croissance visible, mortalité (production de litières) ou exportations peut être extrêmement variable selon l'espèce ou les modes de gestion de plantations, affectant le destin du C qui peut donc s'accumuler préférentiellement dans les troncs, le sol ou encore être exporté (Eq. 1) (**Fig. 9**). Dans des plantations d'eucalyptus du Brésil gérées de manière très intensive, l'essentiel de l'énorme NPP observée ($>30 \text{ tC ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$) est allouée à la croissance, et $21 \text{ tC ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ (70%) sont pour la croissance du seul tronc (Stape et al., 2008). La partition de la NPP est profitable au bois, qui est le produit commercial de ces plantations, mais serait préjudiciable aux litières (seulement $5 \text{ tC ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$, ou 17% de la NPP) ce qui, *in fine* pourrait affecter la matière organique des sols (MOS) et donc la fertilité. À l'inverse, dans les plantations de cocotiers en Océanie, NPP n'est que de $16 \text{ tC ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$, mais plus de 88% de la NPP ($14 \text{ tC ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$) sont alloués à des organes avec des taux de renouvellement élevés (fruits, feuilles, inflorescences, racines fines), dont seule une petite fraction (le coprah) est exportée (Navarro et al., 2008). Cette abondante litière entretient probablement le fonctionnement biologique des sols et la dynamique de la MOS.

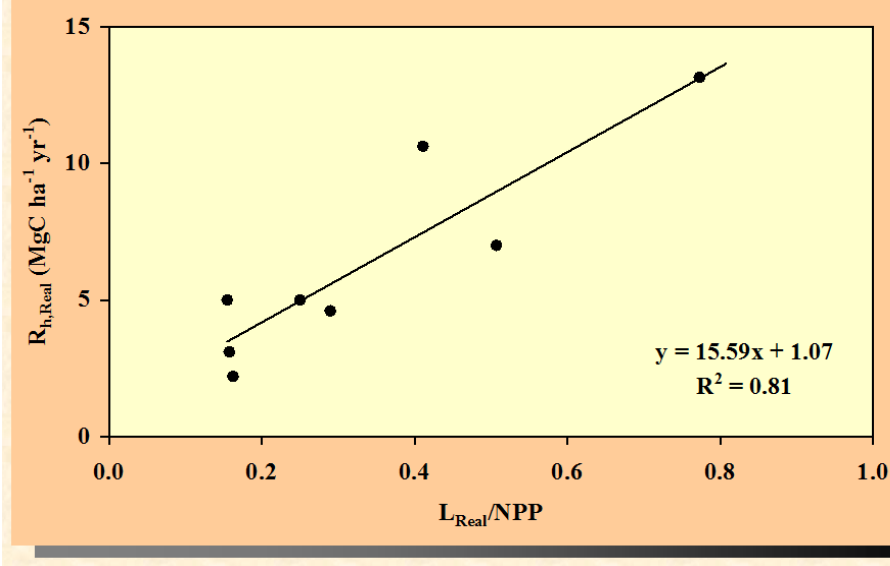
1.4.2.2 Partition de la NPP et destinée du C dans l'écosystème

Quel est l'effet de NPP et de sa partition sur les bilans de C des écosystèmes et des sols ? À l'aide d'une gamme de partition de NPP dans des plantations pérennes, peut-on préciser l'effet de la l'allocation du C et des quantités absolues de litières apportées annuellement au sol sur la respiration hétérotrophe, le bilan de C (NEP) ou l'incrément de C du sol des écosystèmes ? Les plantations qui produisent plus de litière stockent-elles davantage dans le compartiment sol que dans le compartiment biomasse ? Les méthodes IPCC d'estimation de la séquestration de C ont été développées essentiellement pour des peuplements forestiers qui stockent dans la biomasse, sont-elles bien adaptées à des plantations qui produisent beaucoup de litières ou exportent annuellement beaucoup ?

Sur notre ensemble de plantations pérennes (ex-UPR80, aujourd'hui UMR Eco&Sols) et en incluant les essais d'eucalyptus au Brésil (Stape et al., 2008), nous avons trouvé une relation positive entre la respiration hétérotrophe des systèmes (R_h , corrigée pour les exportations, $R_{h,real}$) et la fraction de NPP allouée aux litières (L_{real}/NPP) (**Fig. 10**), également avec la quantité de litière totale. Ceci laisserait penser qu'une forte part des ces litières est re-minéralisée en CO_2 . Nous n'avons pas obtenu de relation entre la quantité absolue de litière produite et l'incrément annuel de C dans le sol, ΔC_{soil} . Ainsi, les litières seraient fortement minéralisées et leur quantité absolue aurait peu de rapport avec le stockage dans le sol, sur ces exemples du moins. ΔC_{soil} était plutôt lié positivement à la NPP totale du système qu'à sa partition entre croissance (Δ_{DM}) et production de litières (**Fig. 11**).

Impacts of NPP partitioning on R_h

Fig.10

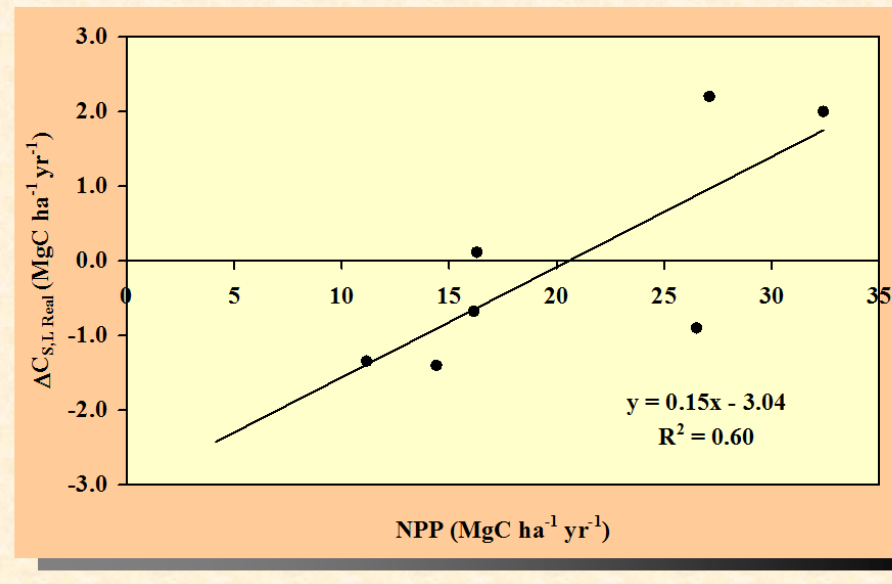


Relation entre la respiration hétérotrophe des systèmes (R_h , corrigée pour les exportations, R_{hreal}) et la fraction de NPP allouée aux litières (L_{real}/NPP). Quelques plantations pérennes de l'UPR80 ont été comparées ainsi que des plantations d'eucalyptus au Brésil (Stape et al., 2008).

Source : Roupsard O., Nouvellon Y., Laclau J.-P., Epron D., Harmand J.-M., Vaast P., Hergoualc'h K., Jourdan C., Saint-André L., Thaler P., Lamade E., Gay F., Chantuma A., le Maire G., Hamel O. and Bouillet J.-P. 2008. Partitioning NPP into growth, litter and exports: impacts on ecosystem carbon fluxes. A review for tropical perennial plantations. . IUFRO: Productivity of tropical plantations, Porto Seguro, Bahia, Brasil. 10-15 of November 2008. Oral presentation.

Impact on $\Delta C_{s,L}$

Fig.11



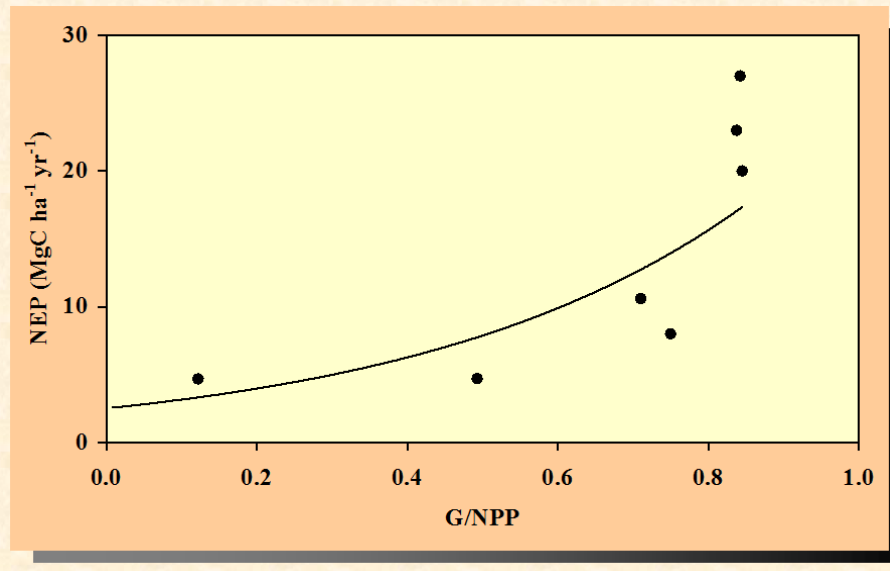
Relation entre l'incrément annuel de C dans le sol, ΔC_{soil} et NPP. Quelques plantations pérennes de l'UPR80 ont été comparées ainsi que des plantations d'eucalyptus au Brésil (Stape et al., 2008)

Enseignements et perspectives

- ✓ Une comparaison de la NEP de forêts du monde (Luyssaert et al., 2007) indique qu'il n'y aurait pas de relation claire entre NEP et température moyenne, ni entre NEP et productivité des systèmes (quand GPP augmente, R_e augmente également, et NEP ne montre pas de tendance).
- ✓ NEP est donc extrêmement difficile à modéliser, ce qui en fait challenge pour la science actuelle. Nous avons observé sur nos sites un début de relation entre NEP et le rapport Δ_{DM}/NPP (**Fig. 12**) qui mériterait d'être testé sur un plus grand nombre d'écosystèmes tout comme l'ensemble des résultats présentés dans ce paragraphe, par exemple sur des plantations pérennes du réseau SOERE, ou sur la base de données de FLUXNET. Une demande de financement de post-doc a été soumise en 2010 au SOERE sur ce sujet. En outre, les calculs devraient être réalisés aussi sur l'ensemble des rotations (incluant la période de récolte), et non pas seulement sur une période de quelques années intra-rotation. Les données de flux sur rotation complète sont très rares. C'est envisageable sur eucalyptus en raison de rotations courtes (de l'ordre de 7 ans), c'est en cours de réalisation dans le projet EucFlux au Brésil (Nouvellon, Laclau, Bouillet, comm. pers.).

Impacts of NPP partitioning on NEP

Fig.12



Relation entre le bilan de C des systèmes (Net Ecosystem Productivity, NEP) et la fraction de NPP allouée à la croissance (G/NPP). Quelques plantations pérennes de l'UPR80 ont été comparées ainsi que des plantations d'eucalyptus au Brésil (Stape et al., 2008).

Source : Rouspard O., Nouvellon Y., Laclau J.-P., Epron D., Harmand J.-M., Vaast P., Hergoualc'h K., Jourdan C., Saint-André L., Thaler P., Lamade E., Gay F., Chantuma A., le Maire G., Hamel O. and Bouillet J.-P. 2008. Partitioning NPP into growth, litter and exports: impacts on ecosystem carbon fluxes. A review for tropical perennial plantations. . IUFRO: Productivity of tropical plantations, Porto Seguro, Bahia, Brasil. 10-15 of November 2008. Oral presentation.

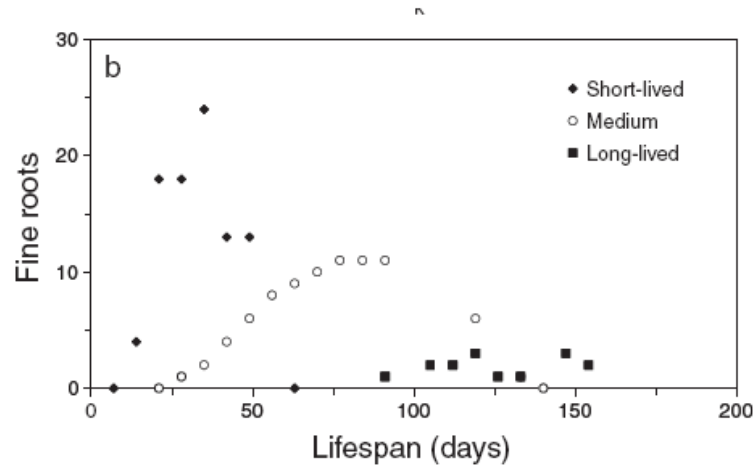
Le compartiment des fruits est le plus souvent négligé dans les bilans de C des forêts, alors qu'il revêt une importance capitale pour les vergers ou les systèmes agroforestiers incluant des arbres à fruits. Ainsi, les cocotiers

investissent 46% de leur NPP dans le compartiment des noix (Navarro et al., 2008), les palmiers environ 35% (Dufrêne, 1989) et les caféiers environ 20%. Les fruits présentent bien entendu un turnover très rapide et, selon qu'ils sont totalement ou partiellement exportés, la quantité de litière disponible pour le sol peut varier considérablement. Ainsi, les noix de coco sont-elles soit décoquées directement dans la parcelle à grand renfort de travail manuel, laissant la coque et la bourre sur le sol (dans des andains en général) et n'exportant que le coprah soit exportées complètement (pour décoquage mécanique), soit dix fois plus ($5.5 \text{ tC ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$) qui disparaissent de la parcelle, aux dépens de la MOS et de l'équilibre minéral. La cerise de café produit une pulpe très riche en minéraux et MO qui est rarement restituée au champ.

1.4.2.4 Allocation vers le compartiment racinaire et turnover

En plantation de cocotiers âgés de 19 ans, la NPP du compartiment racinaire entier et en particulier le turnover des racines fines ont été étudiés (Navarro et al., 2008). La NPP des grosses racines (NPP_{cr}) a été calculée par l'augmentation de la biomasse entre 11 et 19 YAP, en supposant que la mortalité était de zéro (Gill et Jackson 2000), soit $\text{NPP}_{\text{cr}} = \Delta \text{DM}_{\text{cr}}$, et nous avons supposé une durée de vie arbitraire de 19 ans (âge du peuplement). La NPP de racines fines a été calculée sur rhizotrons. L'appartenance, la mort (racines brun foncé), l'élongation et l'activité ont été enregistrées. La durée de vie (τ) de racines fines est souvent calculée par la médiane (l'intervalle de temps au cours duquel 50% des racines meurent), plutôt que par la moyenne (Majdi et al., 2005.), en particulier lorsque de nombreuses racines préexistent ou survivent au cours de la période d'observation. Nous avons calculé τ de toutes les racines fines ($N = 193$), puis scindé la durée de vie des racines observées en fonction d'un algorithme de déconvolution de fréquence simple, où τ était la durée de vie moyenne pondérée calculée pour chaque groupe. Nous avons finalement distingué trois classes de durée de vie de racines fines (35, 84 et 119 jours), qui pourraient être reliées à des racines fines de diamètre différent (Fig. 13).

Fig.13



Distinction de 3 classes de racines fines en fonction de leur durée de vie moyenne, après déconvolution des informations obtenues sur rhizotrons.

Source : Navarro M.N.V., Jourdan C., Sileye T., Braconnier S., Mialet-Serra I., Saint-Andre L., Dauzat J., Nouvellon Y., Epron D., Bonnefond J.M., Berbigier P., Rouziere A., Bouillet J.P. and Rouspard O. 2008. Fruit development, not GPP, drives seasonal variation in NPP in a tropical palm plantation. *Tree Physiology* 28: 1661-1674.

- ✓ on conçoit que le compartiment des racines fines, défini généralement à l'aide d'un seuil arbitraire (diamètre < 2 mm) puisse en réalité inclure des sous-classes au comportement très varié, avec des conséquences importantes sur les résultats de calculs de productivité de racines fines à l'hectare.
- ✓ en ce qui concerne le compartiment des racinaires, il est souvent nécessaire de croiser plusieurs méthodes et de comparer les estimations, car chaque méthode comporte des biais ou des insuffisances importants : la méthode des carottes est totalement inadaptée aux systèmes racinaires des arbres qui sont distribuées dans l'espace de manière non-aléatoire ; la méthode par excavations ne donne aucune information sur le turnover des racines fines, mais répétée dans le temps dans des tranchées différentes donne une bonne estimation de la productivité des grosses racines ; la méthode des rhizotrons permet d'évaluer localement la durée de vie des racines par classes sur une surface assez grande (1 m²) mais ne donne aucune idée de la productivité à l'hectare ; la méthode des minirhizotrons permet d'accéder en principe à la fois à la durée de vie des racines fines et à la variabilité spatiale mais ne dit rien sur la croissance des grosses racines, pas plus que la méthode des rhizotrons ; la méthode des carottes de recolonisation induit un biais lié à la coupe des racines et à la présence d'un milieu dépourvu de racines, mais peut donner des informations utiles quant à la saisonnalité de la croissance racinaire.

1.4.2.5 Dynamique des réserves

La demande en C régle l'activité photosynthétique. Par conséquent NPP dépend de l'activité des puits, mais un découplage temporel est possible entre l'assimilation du C et la croissance. Ces concepts de régulation entre sources et puits, de décalages temporels et de dynamique du compartiment réserves doivent être pris en compte dans les modèles de bilan de carbone des plantations pérennes. D'une façon plus générale, les temps de résidence

du carbone dans les différents compartiments des ETP restent des questions majeures qui appellent le développement d'approches isotopiques, par traçage notamment. En plantation de cocotier par exemple, le bilan de C des plantes (cocotier+herbacées de sous-couvert) était correctement bouclé à l'échelle annuelle et interannuelle, GPP (dérivé de l'eddy covariance : $39 \text{ tC ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$) variant de moins de 5% par rapport à la somme de NPP et de R_a ($40 \text{ tC ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$; Eq. 2) (Navarro et al., 2008). NPP obtenu par des relations allométriques (noté ci-après NPP_{allo}), ne fait pas apparaître la dynamique interne des réserves, qu'il convient donc de mesurer en propre. En observant plus en détails la dynamique mensuelle de GPP et $\text{NPP}_{\text{allo}} + R_a$, apparaissait un décalage de 6 mois entre l'acquisition (offre) du C (saison à fort rayonnement et GPP maximal) et sa demande $\text{NPP}_{\text{allo}} + R_a$. En outre, $\text{NPP}_{\text{allo}} + R_a$ connaissait une moindre amplitude de variation saisonnière que GPP, indiquant l'existence d'un compartiment tampon (Fig. 14).

Fig.14

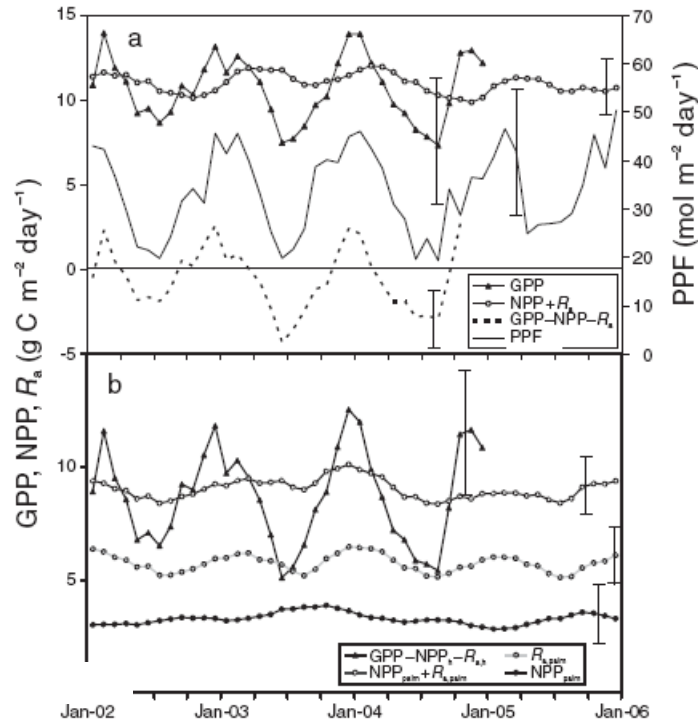


Figure 4. Time courses of photosynthetic photon flux (PPF) and C balance terms: (a) at the whole-ecosystem scale (gross primary productivity measured by eddy-covariance (GPP), net primary productivity (NPP), autotrophic respiration (R_a) and photosynthetic photon flux (PPF)); and (b) at the plant scale (subscript h is for understory herbs, and palm is for *Cocos nucifera*; $\text{GPP} - \text{NPP}_h - R_{a,h}$ is a proxy for the C supply to the coconut tree component of the ecosystem). Values are monthly means (\pm SD) for 2002–2005 for all fluxes with the exception of GPP where measurements were made during 2002–2004.

Compte-tenu de l'existence d'un important compartiment de saccharose chez le cocotier, qui peut représenter environ 5% de la biomasse sur pied (Mialet-Serra *et al.*, 2005; Mialet-Serra *et al.*, 2008), le compartiment de réserves pourrait avoir une autonomie de quelques dizaines de jours au moment où $NPP_{\text{allo}} + R_a$ devient supérieur à GPP.

En ce qui concerne le café, les connaissances en écophysiologie ont considérablement avancé récemment (Vaast *et al.*, 2005; Franck *et al.*, 2006), elles méritent d'être complétées par le bilan complet du C de la plante, en incluant en particulier les litières, les réserves et le turnover des racines, puis en intégrant ce bilan à l'échelle de l'écosystème (thèse de Fabien Charbonnier en préparation ; (Charbonnier, 2013 (In prep.)).

Enseignements et perspectives

- ✓ La dynamique des réserves peut donc affecter le lien saisonnier entre l'offre en C (GPP) et la demande ($NPP_{\text{allo}} + R_a$). A l'échelle interannuelle, elle pourrait aider à expliquer une part de la bi-annualité, qui est très fréquente chez les pérennes fruitières.
- ✓ l'extraction et l'analyse des sucres (solubles, amidon) est laborieuse, mais peut s'avérer très utile pour connaître à la fois la dynamique des réserves et leur composition isotopique en carbone. En effet, la composition isotopique du saccharose foliaire est censée intégrer la variation journalière de l'efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau (A/g) (pondéré par le flux entrant de C), tandis que la composition de l'amidon foliaire peut intégrer les variations sur plusieurs jours ou semaines (cf. Eq. 4). Cette double analyse sera tentée au cours de la thèse de Fabien Charbonnier.

1.4.3 Bouclage des bilans

La vérification du bouclage des bilans C, H_2O , minéraux ou énergie est l'une des étapes essentielles de l'approche écosystémique par combinaison des méthodes à différentes échelles : un bilan correctement bouclé permet de tester des alternatives techniques, comme une modification de gestion sur le système, par exemple. Un défaut de bouclage force au contraire à un retour sur la qualité des flux par compartiment, à l'aide de nouvelles approches indépendantes (mesures intégratives, modélisation). Enfin, il est recommandable d'obtenir des bilans réalistes et bouclés avant d'aborder la question de la séquestration de C, même si cette étape est trop souvent ignorée.

1.4.3.1 Bouclage des bilans de C

La comparaison des bilans de C de l'écosystème est en cours de finalisation sur les plantations pérennes d'eucalyptus, d'hévéa et de cocotier étudiés par l'UPR 80.

- ✓ en cumulant les flux nets mesurés par eddy-covariance ($NEP = \sum NEE$), avec NEP =Net Ecosystem Productivity et NEE =Net Ecosystem Exchange) ;
- ✓ en mesurant la NPP et la respiration hétérotrophe : $NEP = NPP - R_h$. La NPP est calculée à partir de mesures de croissance aérienne et racinaire, de chutes de litières (Saint-Andre *et al.*, 2005) et d'estimation de la production de litières racinaires (Jourdan *et al.*, 2008; Navarro *et al.*, 2008). Il est difficile d'estimer la respiration hétérotrophe : différentes méthodes ont été comparées : mesures de

respiration du sol sur des trench plots (Nouvellon et al., 2008) ou estimation de R_h par différence entre respiration du sol et respiration des racines, obtenue après intégration échelle parcelle de mesures directes de respiration racinaire (Marsden *et al.*, 2008b; Marsden *et al.*, 2008c)

- ✓ en mesurant la somme de $NPP + R_a$, où R_a est la respiration autotrophe modélisée (Navarro et al., 2008) et en la validant par GPP (Gross Primary Productivity) dérivé de l'eddy correlation.

1.4.3.2 Bouclage des bilans d' H_2O

Le bouclage du bilan d'évapo-transpiration a été réalisé sur les sites de Congo, Vanuatu et Brésil. Au Congo (Laclau et al., 2005) ont bouclé le bilan d'interception, d'eau du sol et de drainage notamment à l'aide du modèle Hydrus 1D. Au Vanuatu sur cocotier, (Roupsard et al., 2006) ont montré que la technique des flux de sève par aiguilles de Granier, après calibration au laboratoire de sondes construites sur place pouvait être validée par une mesure de flux de vapeur par eddy correlation à deux étages (au-dessus du couvert principal et sous le couvert principal), ce qui permettait de calculer avec confiance l'évapotranspiration totale, la transpiration des arbres, et la contribution du sous étage (herbacées + sol) (**Fig. 15**).

Les sondes fabriquées sur place n'ont pas nécessairement la même courbe de calibration que les sondes originales de Granier, probablement en raison d'un diamètre légèrement plus élevé (F. Do, comm. personnelle) et il fallait en tenir compte à l'aide de calibration spécifique de laboratoire. Le bouclage du bilan d'énergie était un indicateur important de la qualité des données de flux de vapeur (**Fig. 16**). De même au Brésil sur eucalyptus, les flux de sève et l'eddy correlation se corroborent en conditions saisonnières où le sol n'évapore pas, pour autant que les capteurs de Granier soient dûment calibrés (Rojas et al., 2008). Enfin, la comparaison de l'évapotranspiration estimée par bilan hydrique du sol, et mesurée par eddy-correlation est un succès au Brésil (Nouvellon, in prep). Au Costa Rica sur café, la partition des transpirations en systèmes agroforestiers a été obtenue grâce aux mesures de flux de sève (van Kanten and Vaast, 2006), de même que le calcul de l'interception (Siles et al., 2010) et la modélisation du bilan hydrique sur andosols (Cannavo et al., 2010). Une approche bassin versant (venturi) et un modèle écohydrologique inversé ont simulé une évapotranspiration très voisine des mesures de la tour-à-flux (Gómez-Delgado et al., 2010) (voir partie plus loin sur les approches bassins versants).

Fig.15

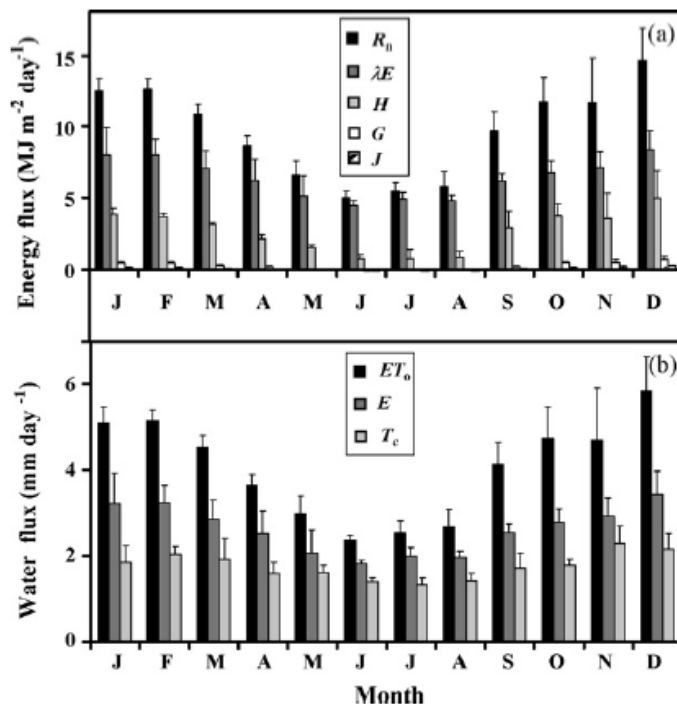
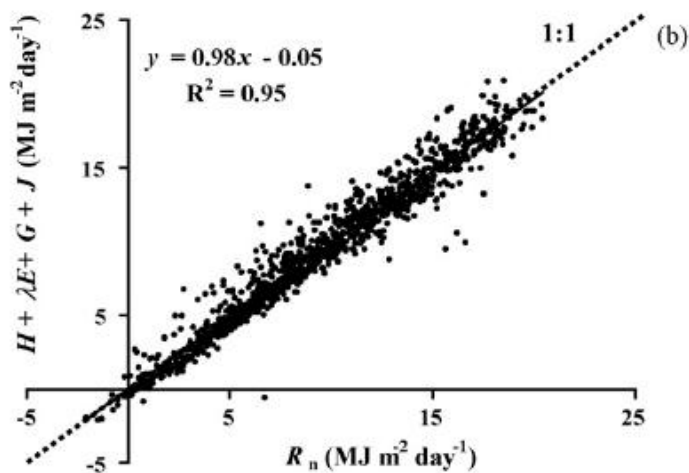


Fig. 7. Seasonal (monthly) trends of partitioning of stand energy balance and evapo-transpiration terms, all averaged over 3 years. (a) Energy balance terms: net radiation (R_n), sensible heat flux (H), latent heat flux (λE), soil heat flux (G) and stand heat storage (J); (b) evapo-transpiration terms: Penman-Monteith potential evapo-transpiration (ET_o), stand evapo-transpiration (E), and palm transpiration assessed by sapflow (T). One bar is the mean daily value for each month \pm standard deviation (error bars).

Source : Roupsard O., Bonnefond J.M., Irvine M., Berbigier P., Nouvellon Y., Dauzat J., Taga S., Hamel O., Jourdan C., Saint-Andre L., Mialet-Serra I., Labouisse J.P., Epron D., Joffre R., Braconnier S., Rouziere A., Navarro M. and Bouillet J.P. 2006. Partitioning energy and evapo-transpiration above and below a tropical palm canopy. *Agricultural and Forest Meteorology* 139: 252-268.

Fig.16



Bouclage du bilan d'énergie à l'échelle journalière et durant 3 ans. Plantation de cocotiers au Vanuatu

1.5 Productivité à l'échelle de couverts multistrates

Les modèles VAT (Vegetation-Atmosphere Transfer) de fonctionnement du couvert (big-leaf, sun-shade, multicouche, 3D) ou les modèles SVAT (incluant le sol dans les transferts) sont particulièrement difficiles à adapter à des couverts agroforestiers, car les couches sont en interaction, et de plus, ce sont des couches non-fermées le plus souvent. En fonction de l'échelle souhaitée (une plante, une couche, une parcelle, un ensemble multi-parcelles) il faut pouvoir choisir le type de modèle suffisamment précis, mais en même temps suffisamment simple pour les paramètres puissent être effectivement renseignés, en priorité les paramètres pour lesquels le modèle choisi est sensible (Roupsard et al., 2009a).

1.5.1 LAI, interception et absorption de la lumière

L'interception lumineuse d'un couvert de cocotiers a été estimée à l'échelle parcelle (Roupsard et al., 2008a) au-travers de la mesure de la transmittance par méthode optique indirecte (LAI 2000), calcul du LAI effectif (par inversion de la loi de Beer), mesure du LAI vrai au champ, ajustement de la fonction de distribution des angles foliaires (Goel and Strebel, 1984) et inversion du clumping (modèle de (Nilson, 1971)). L'absorption de la lumière a été estimée par modélisation, en comparant un modèle Sun-Shade (de Pury and Farquhar, 1997) et un modèle architectural 3D (Dauzat et al., 2001) (**Fig. 17**).

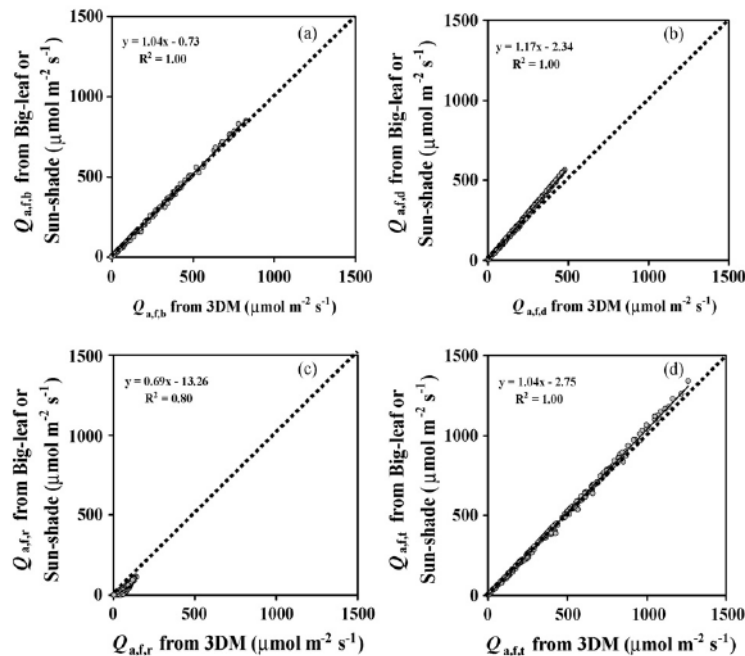


Fig. 17

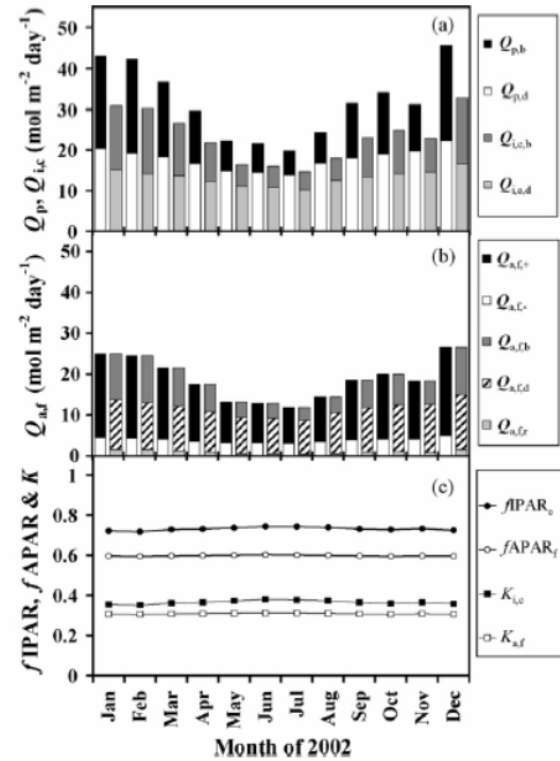
Fig. 5 – Simulations of PAR absorbed by the canopy compared between Big-leaf or Sun-shade models (both yielding equivalent simulations) and reference 3D model (3DM): (a) absorbed beam PAR, $Q_{a,f,b}$; (b) absorbed diffuse PAR, $Q_{a,f,d}$; (c) absorbed scattered PAR, $Q_{a,f,r}$; (d) total absorbed PAR, $Q_{a,f,t}$. One dot is one half-hour, 12 days simulated (one per month during 1 year). The dotted lines are for the [1:1] relationship. Coconut palm plantation.

Source : Roupsard O., Dauzat J., Nouvellon Y., Deveau A., Feintrenie L., Saint-Andre L., Mialet-Serra I., Braconnier S., Bonnefond J.M., Berbigier P., Epron D., Jourdan C., Navarro M. and Bouillet J.P. 2008. Cross-validating Sun-shade and 3D models of light absorption by a tree-crop canopy. *Agricultural and Forest Meteorology* 148: 549-564

La quantité de lumière absorbée a pu ainsi être calculée pour chaque période de l'année (**Fig. 18**).

– Seasonal variations of PAR interception, absorption and extinction: (a) measured incident PAR, Q_p (beam, $Q_{p,b}$ + diffuse, $Q_{p,d}$) and PAR intercepted by the whole cover, $Q_{i,c}$ ($Q_{i,c,b}$ + $Q_{i,c,d}$, derived from PCA measurements); (b) PAR absorbed by the canopy (foliage), $Q_{a,f}$ derived from the Sun-shade model and split into beam, diffuse and scattered ($Q_{a,f,b}$, $Q_{a,f,d}$, $Q_{a,f,t}$), or into absorbed by sunlit and shaded leaves ($Q_{a,f,+}$ and $Q_{a,f,-}$); (c) fraction of PAR intercepted ($fIPAR_c$) and extinction coefficient of the whole cover ($K_{i,c}$) derived from PCA; fraction of PAR absorbed ($fAPAR_f$) and extinction coefficient of the canopy ($K_{a,f}$) derived from the Sun-shade model. Monthly averages (of daily simulations) for the given year (2002). Coconut palm plantation.

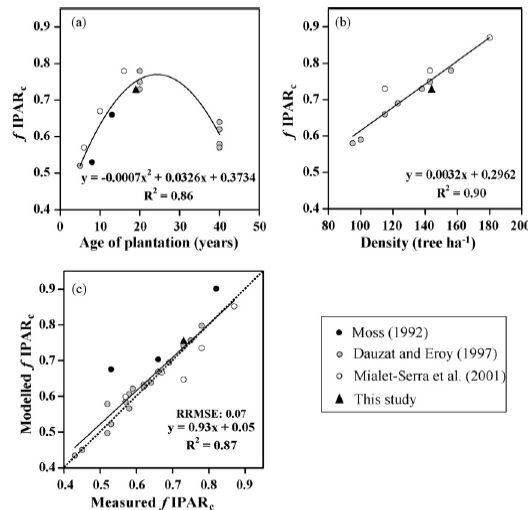
Fig. 18



Source : Rouspard O., Dauzat J., Nouvellon Y., Deveau A., Feintrenie L., Saint-Andre L., Mialet-Serra I., Braconnier S., Bonnefond J.M., Berbigier P., Epron D., Jourdan C., Navarro M. and Bouillet J.P. 2008. Cross-validating Sun-shade and 3D models of light absorption by a tree-crop canopy. *Agricultural and Forest Meteorology* 148: 549-564

La transmittance permettait également d'estimer le rayonnement disponible pour le sous-couvert. Il fut possible de simuler l'effet de l'âge et de la densité de plantation sur la fraction de PAR intercepté ($fIPAR$) (Fig. 19) ou même sur le LAI, première étape pour l'établissement des bilans de C et d'ETR dans des chronoséquences.

Fig. 19



– Effects of age and density on the fraction of intercepted PAR ($fIPAR_c$) by the cover: (a) age effect for $137 < \text{density} < 160 \text{ tree ha}^{-1}$; (b) density effect for $16 < \text{age} < 20\text{-year old plantation}$; (c) general correlation of measured and modelled (multiple regression on age and density) $fIPAR_c$. All original data from Table 5.

Pour passer de l'échelle parcelle aux échelles multi-parcelle ou bassin versant, il est utile de profiter des outils de télédétection en multispectral permettant de calculer des indices de végétation comme le NDVI ou l'EVI, soit

en haute résolution spatiale (ex Quickbird ou Worldview, qui offrent des produits à environ 0.5m en panchromatique et environ 2m en multispectral), soit en résolution spatiale modérée mais à haute résolution temporelle (MODIS qui offre des produits à 250 m tous les 8 jours). Ces outils nécessitent une phase de calibration terrain sur une gamme de LAI à l'aide d'appareils portables de mesure de la transmittance et d'inversion du LAI (photos hémisphériques ou LAI-2000 par exemple). Le NDVI de couverts d'eucalyptus a été spatialisé au Brésil à partir de séries temporelles d'images satellitaires, et corrélé dans le temps à la productivité des parcelles (Marsden et al., 2010), ce qui ouvrirait le champ à de très nombreuses applications pour prédire la productivité des plantations tropicales à grande échelle.

Suivant ce principe, une combinaison d'images Worldview2 et de produits MODIS a été calibrée grâce au LAI terrain sur systèmes agroforestiers à base café au Costa Rica (Taugourdeau et al., 2010) (Fig. 20), permettant de dresser la carte du LAI à 2m de résolution.

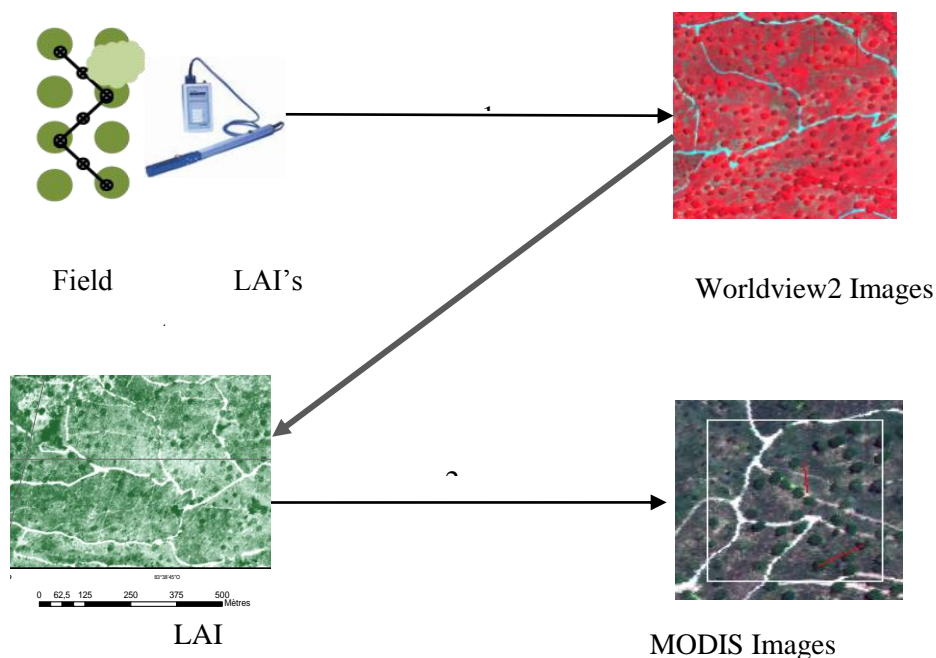


Fig. 20

Calibration des produits NDVI de l'image haute résolution (Worldview) et de MODIS par la mesure du LAI effectif et du LAI vrai au champ. Obtention d'un carte de LAI à 2m de résolution.

La dynamique temporelle du LAI (Fig. 21) a pu être reliée aux conditions bio-edapho-climatiques (phénologie, saisonnalité des précipitations) ainsi qu'aux interventions de gestion (élagage des arbres, taille du café). Le LAI de la ferme entière était plus faible pendant les années avec des cours du café bas, ce qui s'expliquerait par des tailles de rénovation plus importantes (en préparation de meilleures récoltes en période de cours hauts) et par des apports d'engrais moins importants (en raison de revenus plus faibles ces années-là).

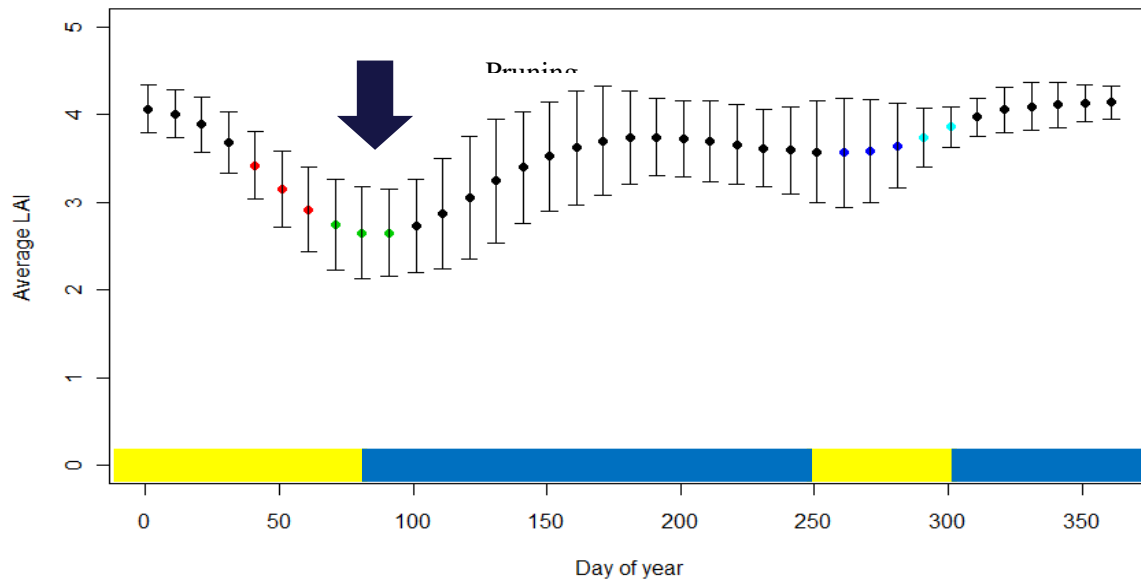


Fig. 21

Exemple de dynamique saisonnière du LAI de la plantation de café agroforestier (café + érythrine) obtenue à partir des données MODIS sur un pixel donné (105 pixels dans la plantation d'Aquières). Les barres d'erreurs représentent la SD calculée sur 9 années successives. Jaune, saison plus sèche, bleu, saison humide.

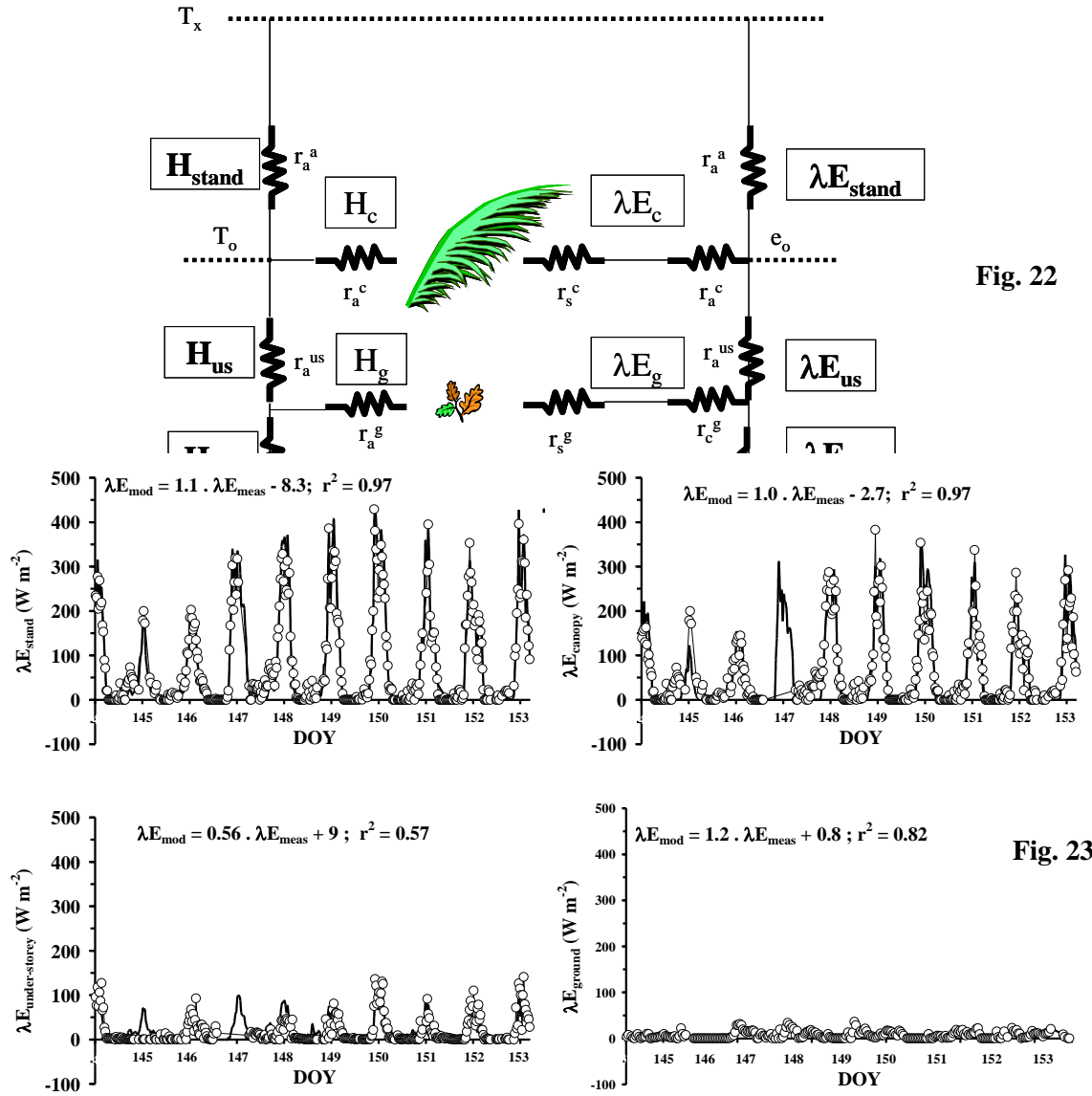
Source : Taugourdeau S., Le Maire G., Roupsard O., Avelino J., Gomez Delgado F., Jones J.R., Marsden C., Robelo A., Alpizar E., Barquero A., Rapidel B., Vaast P. and Harmand J.M. 2010. LAI dynamics of agroforestry and full sun coffee systems in Costa Rica. Poster. XIth ESA Congress AGRO 2010, Montpellier, France.

1.5.2 Modèle de photosynthèse de couvert

Un modèle Sun-shade (de Pury and Farquhar, 1997) de photosynthèse de couvert a été appliqué sur cocotier (Deveau, 2003), selon une approche bottom-up, consistant à paramétrer d'abord le modèle de (Farquhar et al., 1980) à l'échelle foliaire, puis à calculer l'absorption de la lumière par le couvert pour les feuilles d'ombre et de lumière (Roupsard et al., 2008a), puis enfin la photosynthèse et la transpiration des feuilles d'ombre et de lumière du couvert (résultats non publiées). Ce modèle permet d'estimer la photosynthèse (GPP) et la transpiration ou la conductance de couvert au pas de temps de la demi-heure. Pour le moment, seule la partie absorption de la lumière a été publiée, mais le modèle est complet et corrobore bien les mesures de GPP obtenues par eddy-covariance.

1.5.3 Modèle de partitionnement de l'évapotranspiration entre deux couches de végétation

Un modèle bi-source (Shuttleworth and Wallace, 1985) de d'évapotranspiration du couvert et du sol a été appliqué sur cocotier en le modifiant de manière à rajouter une source (végétation herbacée du sous-couvert) (Fig. 22). Il permet d'estimer la transpiration au pas de temps de la demi-heure et pour les deux couches (cocotiers et herbes). Il corrobore bien les mesures d'évapo-transpiration obtenues par eddy-covariance au-dessus et au-dessous de la couche de cocotiers (Roupsard et al., 2006) (Fig. 23) et devrait connaître une nouvelle application sur caféier + arbre d'ombrage. Pour l'instant, ce modèle n'a pas été publié.



Modèle de Shuttleworth and Wallace (1985) pour la prédiction de l'évapotranspiration et des flux de chaleur sensible de couverts épars, modifié pour rajouter une source du sous-couvert

Source : non publié

Enseignements et perspectives

- ✓ le modèle Sun-shade de (de Pury and Farquhar, 1997) est un modèle à une couche et deux sources (les feuilles d'ombres et celles de lumière) qui nous apparaît comme un excellent compromis entre précision et simplicité. A peine plus complexe à paramétrer qu'un modèle big-leaf, il apparaît quasiment aussi précis qu'un modèle multicouche
- ✓ ce modèle pourrait connaître un certain regain d'intérêt prochainement, car il a été choisi dans le modèle global BESS en cours d'élaboration par Ruy et Baldocchi (pers. comm.). Il a été comparé avec succès à GPP global estimé par (Beer et al., 2010) et évapotranspiration du globe estimé par (Jung et al., 2010).
- ✓ néanmoins, il faudrait pouvoir adapter ce modèle à nos couverts agroforestiers à plusieurs couches chacune étant elle-même éparse. A notre connaissance, il y a eu assez peu de tentatives de construire des modèles adaptés à ces couverts agroforestiers ouverts et à plusieurs couches. A signaler les modèle Hi-Safe (Graves et al., 2010), WaNuLCAS (Noordwijk and Lusiana, 1998) et CAF développé sur café agroforestier (van Oijen *et al.*, 2010b, a). Ce dernier modèle fonctionne de l'échelle parcelle à multi-parcelle, représentant une parcelle de café sous ombrage comme la simple somme de deux sous-unités, l'une en plein soleil et l'autre à l'ombre. Comme CAF n'a pas encore été validé (thèse en cours de Louise Meylan), il serait pertinent de le comparer à un modèle fonctionnant de l'échelle plante à l'échelle parcelle. Nous envisageons d'utiliser un modèle détaillé d'absorption de lumière, MAESTRA (Medlyn *et al.*, 2007; Bauerle *et al.*, 2009; Binkley *et al.*, 2010), ceci dans le cadre de la thèse de Fabien Charbonnier. MAESTRA est utilisé actuellement par Yann Nouvellon et Gueric le Maire sur eucalyptus.

1.5.4 Efficience d'utilisation de la lumière (LUE) et de l'eau (WUE) : spatialisation de NPP

La spatialisation de NPP est possible à l'aide de méthodes indirectes :

- ✓ des Epsilon-modèles basés sur l'efficience d'utilisation de lumière ($LUE = NPP/APAR$, où APAR est le rayonnement photosynthétiquement actif absorbé par des éléments de la canopée,
- ✓ des modèles basés sur l'efficience d'utilisation de l'eau ($WUE = NPP/E$, où E = évapo - transpiration).

Les outils de télédétection permettent d'estimer la fraction de PAR absorbée (fAPAR) à partir d'indices de végétation (NDVI, EVI), ou d'estimer E. Cependant, LUE et WUE sont connus pour varier dans l'espace (ex. densité de plantation) et dans le temps (saisonnalité, âge). L'application de ces méthodes d'estimations de la NPP aux systèmes agroforestiers multistrates promet d'être particulièrement difficile (NDVI saturant quand $LAI > 6$; phénologies décalées des strates, etc.). Nous avons évalué la variabilité saisonnière et inter-annuelle de LUE et WUE dans une plantation bi-couche relativement simple de cocotier et d'herbacées, où LAI des cocotiers variait

peu dans l'année et en absence de stress hydrique (Roupsard et al., 2009b). Malgré tout, de fortes variations saisonnières de WUE (240%) et de LUE (250%) ont été enregistrées (Fig. 24), dues essentiellement aux variations de APAR (230%) et dans une moindre mesure aux variations de NPP.

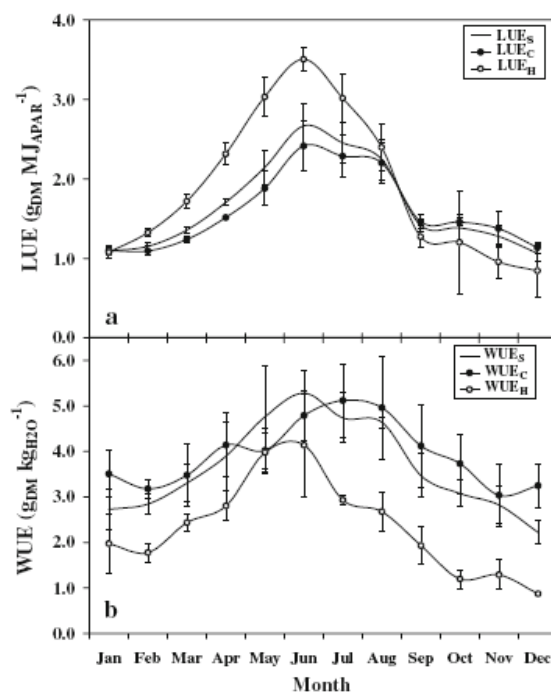


Fig. 24

Fig. 3 Time-course of a light-use-efficiency (*LUE*) calculated with absorbed PAR (*LUE*_{APAR}) and **b** water-use-efficiency (*WUE*) in a two-layer coconut + herbs plantation. Subscripts: *S* stand; *C* coconut layer; *H* herbaceous under-storey. One symbol is a monthly average and error bars are SD for 3 years. Coconut + herbs plantation, VARTC-Vanuatu, 2002–2004

La saisonnalité de LUE et WUE a pu être ajustée avec succès en utilisant le climat, l'âge et la densité, une première étape pour évaluer la NPP à plus grande échelle (Fig. 25).

Fig. 4 Empirical modelling of the seasonal variations of stand **a** light-use-efficiency (*LUE*_s) and **b** water-use-efficiency (*WUE*_s) as a function of climatic variables (see text). One symbol is a monthly average for 3 years. Coconut + herbs plantation, VARTC-Vanuatu, 2002–2004

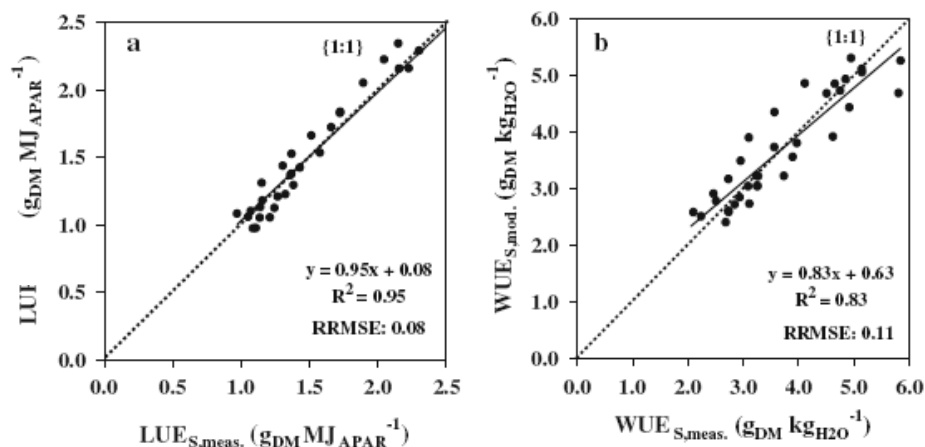


Fig. 25

Source : Roupsard O., le Maire G., Nouvellon Y., Dauzat J., Jourdan C., Navarro M., Bonnefond J.M., Saint-Andre L., Miallet-Serra I., Hamel O., Rouziere A. and Bouillet J.P. 2009. Scaling-up productivity (NPP) using light or water use efficiencies (LUE, WUE) from a two-layer tropical plantation. *Agroforestry Systems* 76: 409-422.

Enseignements et perspectives

Dans cette approche, nous avons utilisé NPP allométrique (NPP_{allo}) pour calculer LUE et WUE, il resterait à tester avec le NPP vrai, incluant la dynamique des réserves, ou avec GPP pour confirmer que la variabilité de LUE et WUE est moindre calculée ainsi. Cet exemple rappelle que la dynamique des réserves pourrait affecter la précision sur NPP estimée au pas de temps infra-annuel, et donc le paramétrage des epsilon ou WUE models

1.6 Approches Bassin Versants pour spatialiser la productivité

1.6.1 Bassin versant unique

Pour le moment, nous avons abordé l'échelle bassin versant surtout sur café, dans l'esprit d'évaluer les services environnementaux hydrologiques (infiltration, recharge des nappes, régulation du débit des rivières, érosion des parcelles, production annuelle de sédiments par le bassin). Rappelons les principaux intérêts des approches BV pour l'étude de la productivité. Il existerait selon (Beer et al., 2010) 7 méthodes principales pour spatialiser la photosynthèse des écosystèmes (GPP) de la parcelle à la région et au globe, l'une d'elles utilisant l'efficacité d'utilisation de l'eau ($WUE = GPP/E$, où E est l'évapotranspiration). WUE est sensible à LAI et humidité du sol à capacité au champ (Beer et al., 2009), E peut être spatialisé suivant plusieurs méthodes (Fisher et al., 2009), la plus commune étant de résoudre l'équation du bilan hydrique des BV sur plusieurs années :

$$dS = P - Q - ET$$

Eq. 11

avec : P les précipitations, Q le streamflow (débit de la rivière) obtenu par des venturimètres en sortie du BV, ET l'évapotranspiration, dS la variation du stock d'eau du sol et de l'aquifère.

Dans beaucoup d'applications hydrologiques, dS est considéré nul à l'échelle annuelle, et comme P et Q sont mesurés, ET est calculé par différence.

Nous avons instrumenté un BV de café agroforestier de 1km^2 (plateforme CAFNET/CoffeeFlux⁶) en 2008 au Costa-Rica (**Fig. 26**), en combinant des mesures du cycle du carbone (tour-à-flux), celles de la partition du bilan hydrique (pluies, interception et throughfall, ruissellement superficiel, infiltration, évapo-transpiration, dynamique de l'aquifère, débit de rivière (total et de base)) et celles de l'érosion des parcelles et de la production de sédiments par le bassin (**Fig. 27**).

⁶ CoffeeFlux : http://www.montpellier.inra.fr/ecosols/recherche/projets_de_recherche_finances/coffeeflux

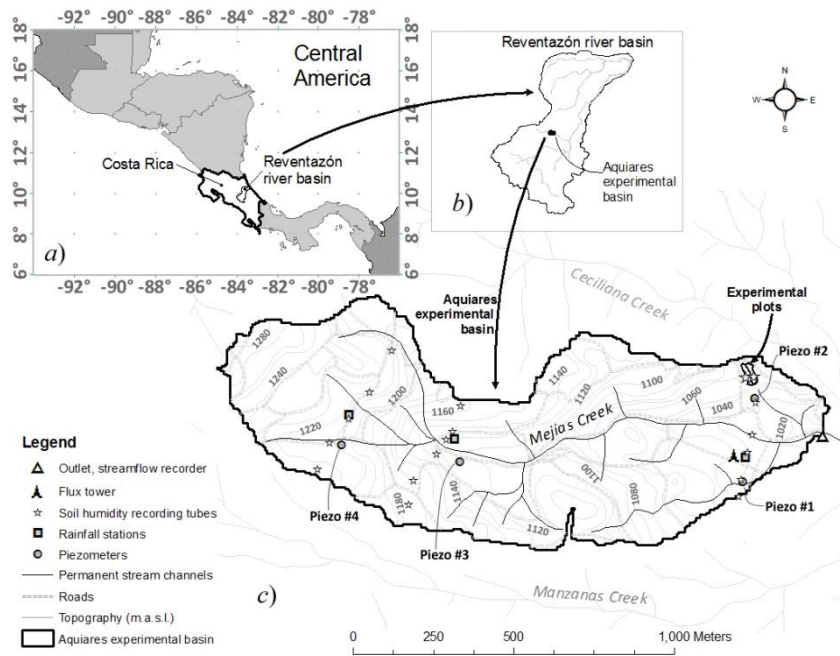


Fig. 26

Emplacement du bassin du fleuve Reventazón au Costa Rica, en Amérique Centrale. b) Position du bassin expérimental à l'intérieur du bassin du Reventazón. c) Le bassin expérimental de la plateforme « Coffee-Flux » dans la ferme d'Aquiores, destinée à mesurer les composantes du bilan hydrique, carboné et érosif.

Source : Gómez-Delgado F. 2010. Hydrological, ecophysiological and sediment processes in a coffee agroforestry basin: combining experimental and modelling methods to assess hydrological environmental services. PhD thesis, spécialité "Eaux Continentales et Société"; Centre International d'Etudes Supérieures en Sciences Agronomiques (Montpellier SUPAGRO); Ecole doctorale "Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences, Hydrosiences, Environnement (SIBAGHE)", p 249.

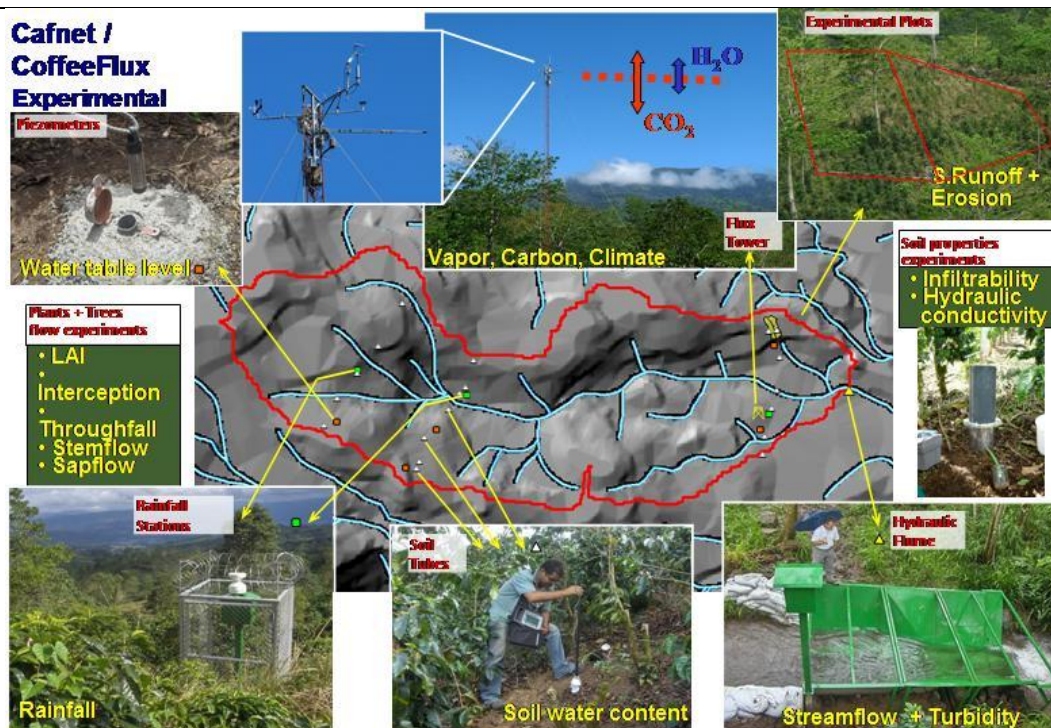


Fig. 27

Distribution des équipements dans le bassin versant CoffeeFlux.

Le dispositif est complété par un modèle éco-hydrologique appelé « Hydro-SVAT » dédié à la partition du

bilan hydrique du BV (Gómez-Delgado, 2010). Il s'agit d'un modèle qui représente l'ensemble du bassin comme un bloc unique (lumped model), construit pour établir un compromis équilibré entre les modèles écophysiologiques de type SVAT, ici le modèle développé par (Granier et al., 1999) et les modèles hydrologiques, ici le modèle de (Moussa and Chahinian, 2009) (Fig. 28).

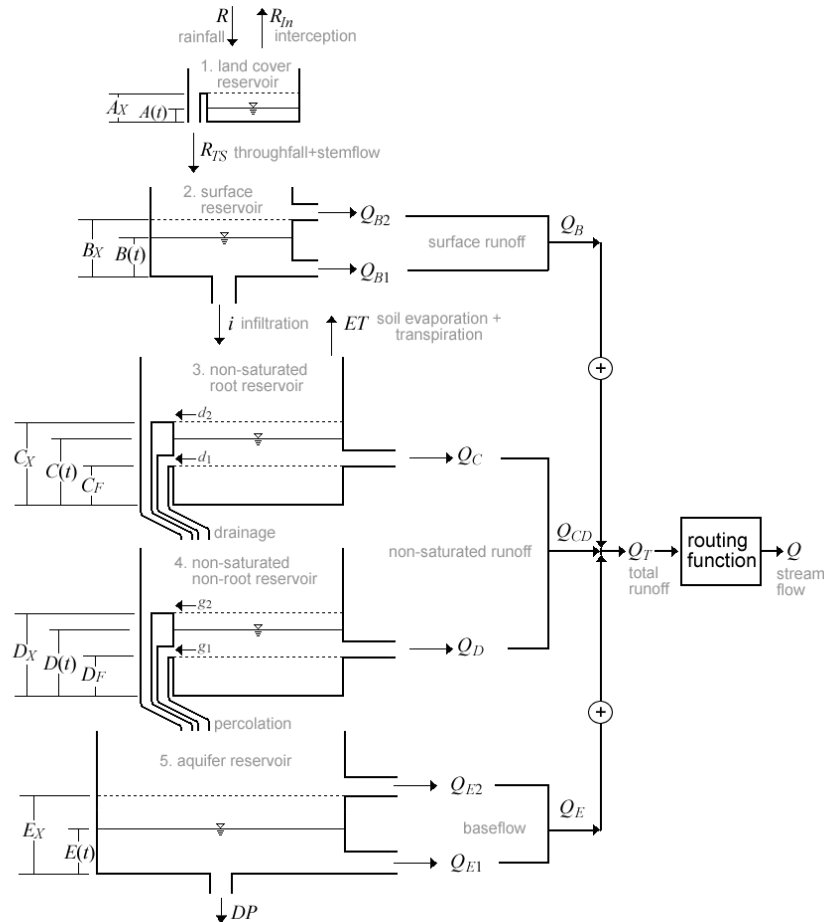


Fig. 28

Principe du modèle eco-hydrologique bloc « Hydro-SVAT »

Source : Gómez-Delgado F., Roupsard O., Moussa R., Van Oijen M., Vaast P., Rapidel B., Perez A., Harmand J.-M., Voltz M., Le Maire G., Imbach P., Bonnefond J.M. and Taugourdeau S. 2010. Modelling the hydrological behaviour of a coffee agroforestry basin in Costa Rica. Hydrol Earth Syst Sci accepted, under revision.

En effet, la partie hydrologique est encore trop souvent considérée comme une boîte noire par les écophysiologistes, de même que l'évapotranspiration par les hydrologues. Un des bénéfices indirects de cet effort est de réconcilier les deux parties dans une approche qu'ils reconnaissent aisément : par exemple la partie écophysiologique du modèle utilise des profondeurs d'enracinement et une évapotranspiration réalistes pour simuler des variations d'humidité du sol ; ou encore la partie hydrologique repose essentiellement sur des mesures de streamflow Q (débit de rivière), qui montrent un signal très complexe, très riche en information, véritable « code-barre » pour comprendre les caractéristiques du bassin (Fig. 29), à la fois dans les périodes de récessions (entre les pluies) et les périodes de crues.

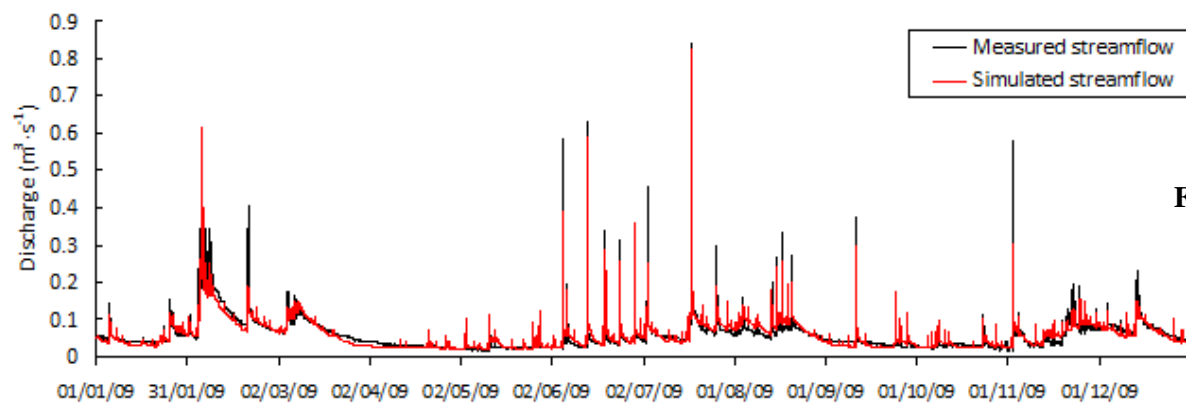
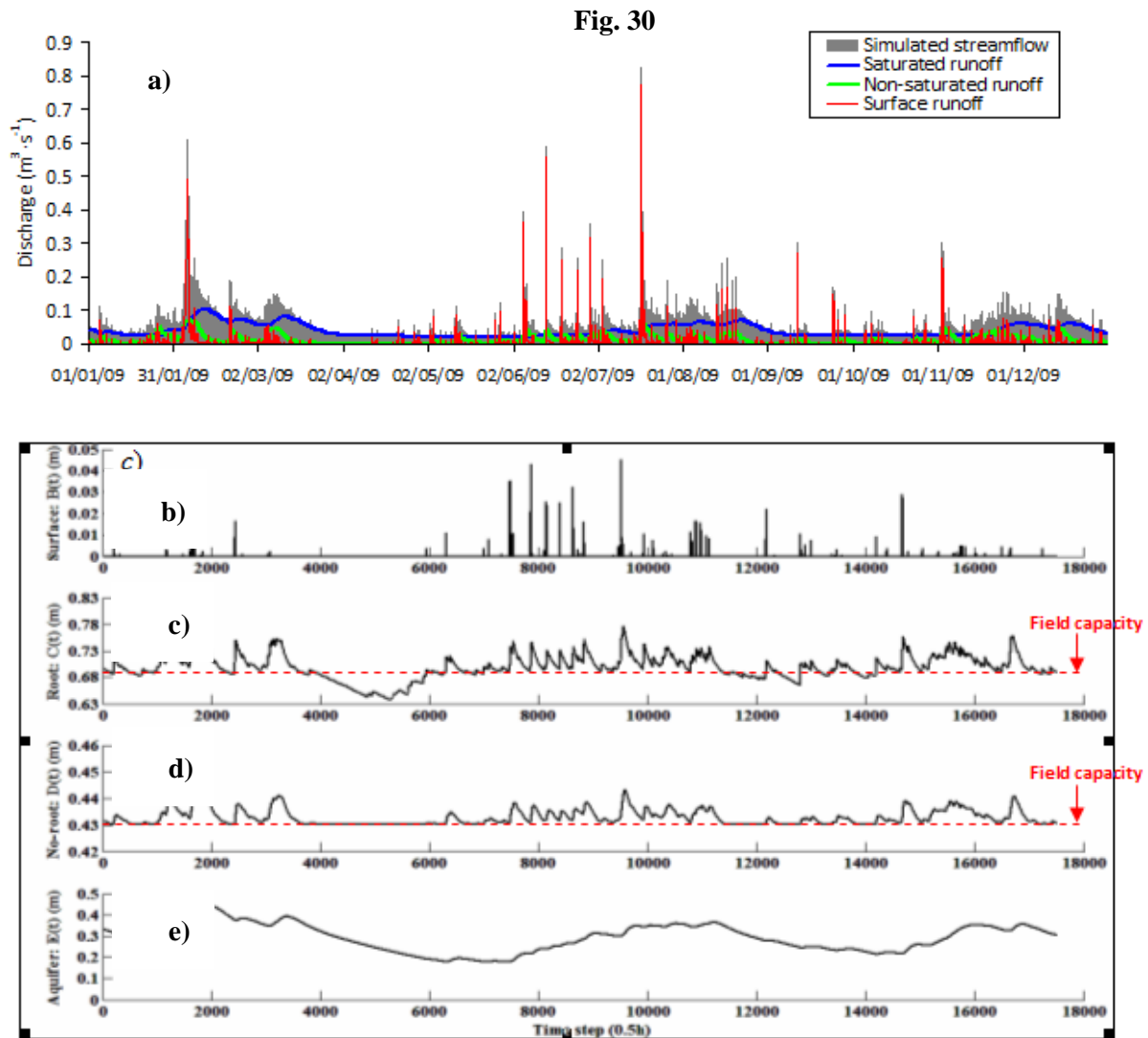


Fig. 29

Streamflow (débit de rivière, Q) mesuré et simulé sur un an par Hydro-SVAT

Le modèle Hydro-SVAT montré un coefficient de Nash-Sutcliffe de 0.86. Une fois construit, le modèle Hydro-SVAT est calibré pour reproduire le streamflow, puis inversé pour en déduire les stocks d'eau par compartiment et les flux entre compartiments, donnant ainsi accès à partition ruissellement de surface/infiltration, ruissellement de subsurface, drainage vertical, battement des nappes, evapo-transpiration, humidité du sol) (Fig. 30).



Sorties du modèle Hydro-SVAT: a) Partition du débit de rivière (Q) entre ruissellement de surface, ruissellement de subsurface et débit de base (décharge de l'aquifère) ; b) état du réservoir de surface ; c) état du réservoir sol avec racines ; d) état du réservoir sol sans racines , e) état de l'aquifère.

Source : Gómez-Delgado F., Roupsard O., Moussa R., Van Oijen M., Vaast P., Rapidel B., Perez A., Harmand J.-M., Voltz M., Le Maire G., Imbach P., Bonnefond J.M. and Taugourdeau S. 2010. Modelling the hydrological behaviour of a coffee agroforestry basin in Costa Rica. Hydrol Earth Syst Sci accepted, under revision.

b)

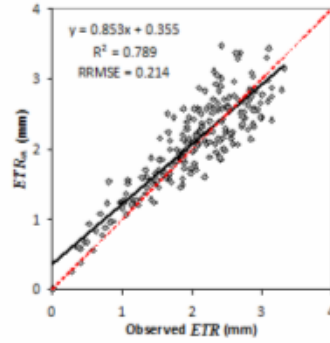
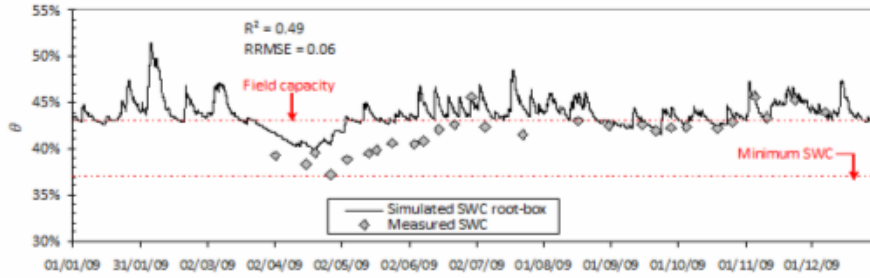
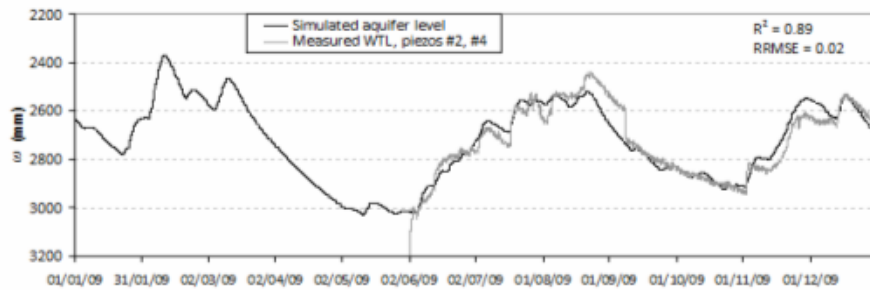


Fig. 31

c)



d)



Validation des sorties du modèle Hydro-SVAT avec les mesures de terrain indépendantes : b) évapotranspiration (validation avec mesures de la “tour-à-flux”), c) humidité θ du réservoir de sol contenant les racines (profondeur 1.6 m) ; d) niveau de l’aquifère ω .

Source : Gómez-Delgado F., Roupsard O., Moussa R., Van Oijen M., Vaast P., Rapidel B., Perez A., Harmand J.-M., Voltz M., Le Maire G., Imbach P., Bonnefond J.M. and Taugourdeau S. 2010. Modelling the hydrological behaviour of a coffee agroforestry basin in Costa Rica. Hydrol Earth Syst Sci accepted, under revision.

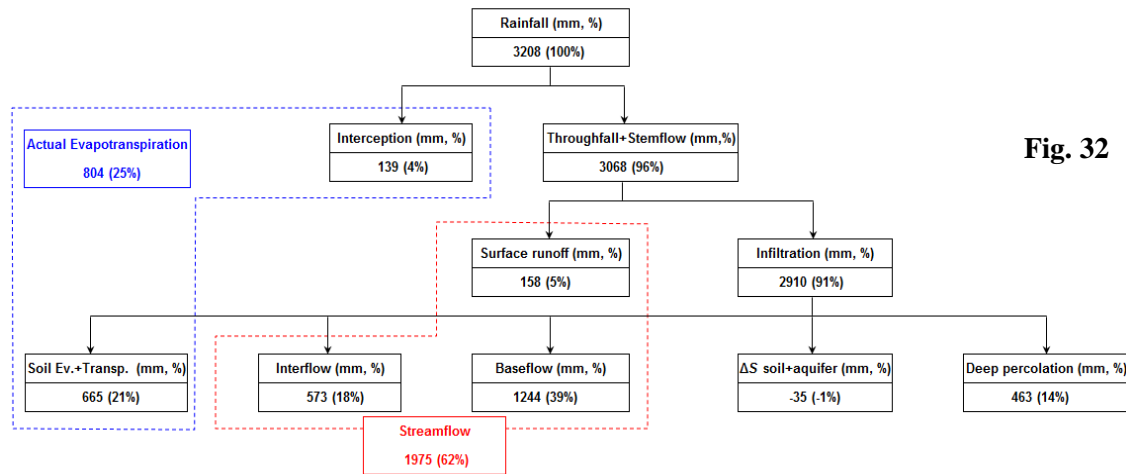


Fig. 32

Partition du bilan hydrique simulée par « Hydro-SVAT » dans le bassin expérimental d'Aquiares

Les simulations de partition du bilan hydrique étaient cohérentes avec les mesures indépendantes de l'évapotranspiration réelle ($R^2 = 0.79$), la teneur en eau du sol ($R^2 = 0.49$) et la dynamique de la nappe phréatique ($R^2 = 0.89$) (**Fig. 31**). On a observé que 62% de la pluie incidente (P) s'échappait du bassin par streamflow, 25% par évapotranspiration, 1% s'était accumulé dans le sol et l'aquifère cette année-là et la résultante (14%) a été attribuée à de la percolation profonde (fuite du bassin), aux erreurs de mesure et variations interannuelles de stocks. Le modèle indiquait une perte par interception de 4% de la pluie (donc un throughfall+stemflow de 96%), un ruissellement de surface de 5% et une infiltration de 91%. Le streamflow était constitué à 39% par du baseflow issu de la nappe, à 18% par du ruissellement de subsurface et à 5% par du ruissellement de surface (**Fig. 32**).

En installant de simples turbidimètres en sortie de BV sur les venturis, couplés à des prélèvements d'échantillons dans le courant, il a été possible de calculer le budget sédimentaire annuel du BV. Sur un an, un très faible ruissellement de surface (5%) et des taux d'érosion très faibles ($< 1 \text{ t ton sediment ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$) ont été mesurés sur les parcelles et sur le bassin. Des écarts ont été observés dans les productions totales entre ces échelles parcelle et bassin, le bassin montrant un ruissellement de surface et un transport de sédiments plus élevé que les parcelles (extrapolées au BV), ce que nous avons interprété comme étant l'effet des routes sur le ruissellement de surface, le contact routes-parcelles sur l'érosion, et d'autres sources de production de sédiments telles que les berges et le lit de la rivière. Les périodes de récession représentaient 66% du rendement annuel de sédiments, ce qui contredit de nombreuses études qui ont mesuré ou estimé que l'essentiel de la production annuelle était le fait des événements de forte pluie. Par conséquent, seul un tiers des sédiments mesurés à la sortie du bassin a été produit lors des fortes pluies, dont seulement 16% auraient pu être générés par les parcelles, toujours selon les mesures. Les parcelles n'ont donc généré qu'environ 5% de la production annuelle de sédiments par le bassin, alors qu'elles en représentaient 95% de la surface. Même si les effets bénéfiques de l'agroforesterie ont été confirmés ici (parcelles de café ombragées produisant la moitié de l'érosion par rapport aux parcelles de café en monoculture), les routes jouent un rôle beaucoup plus important sur le ruissellement de surface et la production de sédiments durant les fortes pluies. En outre, la majorité de la production des sédiments n'a pas été générée pendant les événements de pluie, mais en période de récession.

Enseignements et perspectives

Au vu de ce très faible ruissellement de surface sur un sol très filtrant (andosol) et compte-tenu des pratiques de gestion (aucun travail du sol, arbres d'ombrage, sol nu entre les cafés), ce système agroforestier sur sols volcaniques montre une réelle capacité à fournir des HES très intéressants, tels qu'un déplacement superficiel faible pour les engrais, pesticides ou sédiments, une fonction de régulation de débit de rivière très efficace grâce aux décharges et recharges de la nappe. Néanmoins, si 91% des eaux pluviales s'infiltrent, il faudra porter une attention spéciale à la contamination des nappes (engrais, pesticides).

- ✓ la même combinaison de méthodes (tour-à-flux et venturi) devrait permettre de mesurer la quantité de CO_2 dissout qui sort BV (utile pour le bilan de C), ou de contaminants en général, sans obliger à les

prélever en profondeur dans les sols par lysimètres

- ✓ la spatialisation du fonctionnement carboné et hydrique des ETP se fait souvent en considérant des unités de simulations indépendantes (approche multi-parcelle). Or si en 1^{ère} approche on peut considérer les échanges de carbone entre parcelles comme faibles, il n'en n'est pas de même pour les échanges hydriques : l'humidité du sol en un lieu donné est la résultante de la partition du bilan hydrique à l'échelle parcelle + des échanges latéraux entre parcelles). Les flux latéraux entre parcelles peuvent être simulés par des modèles distribués (Moussa et al., 2002). Les cycles du carbone et de l'eau étant intimement liés, la spatialisation des flux de C peut donc être biaisée si les interactions entre parcelles pour le cycle de l'eau ne sont pas prises en compte.
- ✓ on pourrait donc imaginer une nouvelle génération de modèles, qui coupleraient les cycles de l'eau et de C, tout en prenant en compte les transferts hydriques latéraux.

1.6.2 Bassins versants à l'échelle régionale

Le fonctionnement des bassins versants a été abordé à l'échelle méso-américaine dans le cadre de la thèse de (Gomez-Delgado *et al.*, 2011), à l'aide du modèle MAPPS (Neilson, 1995) qui prédit à la fois la végétation potentielle (climacique) à l'échelle continentale, le LAI, et la partition du bilan hydrique entre évapotranspiration et streamflow, tout ceci à partir de données pédo-climatiques spatialisées.

Ce travail, basé sur une calibration et une validation du streamflow simulé par MAPPS à l'aide de mesures de streamflow à long terme (**Fig. 33**) a permis de dresser des cartes de végétation potentielle, de LAI, de E et de streamflow (Imbach et al., 2010) (**Fig. 34**) pour la région MésoAmérique. Une validation indépendante du LAI simulé a été faite avec les produits MODIS ou GLOBCARBON.

MAPPS est original au sens où les types fonctionnels de végétation (Plant Functional Types, PFT), la structure de la végétation potentielle arbres/buissons/strate herbacée et LAI ne sont pas forcés en entrée, mais résultent d'un ajustement fonctionnel entre les réserves en eau du sol et la probabilité de les épuiser : ainsi, si cette probabilité devient trop forte, le LAI sera ajusté à la baisse. Pour ajuster cela et trouver un équilibre des PFT potentiels, MAPPS doit fonctionner sur une année moyenne représentant une longue série (30 ans par exemple). MAPPS est un modèle d'équilibre et de végétation potentielle, peu indiqué pour simuler des changements inter-annuels ou pour simuler de la végétation réelle (par exemple des cultures dans un bassin), ni pour simuler du fonctionnement mensuel de bassin (surtout si le bassin montre des phases d'accumulation d'eau dans les nappes puis de décharge). Pourtant, sa force et son originalité résident dans sa capacité à simuler des équilibres actuels et futurs, incluant une simulation de la végétation potentielle, par exemple après l'impact de divers scénarios de changement climatique (Imbach et al., 2011).

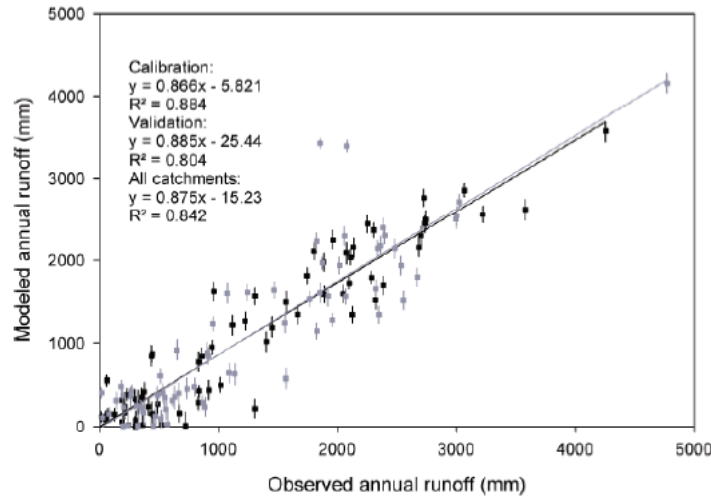


Fig. 33

Fig. 3. Observed versus modelled annual runoff of catchments used for calibration ($N=69$, black dots), validation ($N=69$, gray dots), and all ($N=138$). Each dot represents observed average annual runoff for one catchment. The error bar represents the effect on modelled runoff of a $\pm 10\%$ change in catchment evapotranspiration to account for the mismatch between current and potential vegetation cover simulated by MAPSS.

Source : Imbach P., Molina L., Locatelli B., Roupsard O., Ciais P., Corrales L. and Mahe G. 2010. Climatology-based regional modelling of potential vegetation and average annual long-term runoff for Mesoamerica. Hydrol Earth Syst Sci 7: 1801-1817.

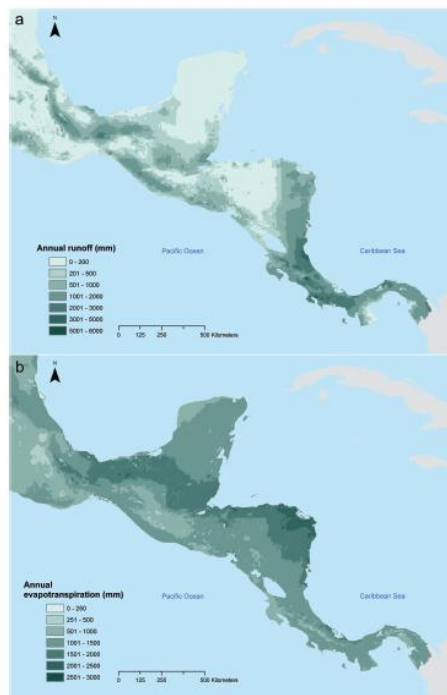


Fig. 34

Fig. 9. Annual runoff (a) and evapotranspiration (b) (mm) of Mesoamerica modeled by MAPSS.

1.7 Productivité à l'échelle des biomes

L'extension de notre propre réseau de l'UPR80 (devenu réseau UMR Eco&Sols) de sites instrumentés pour la mesure de la productivité, ainsi que notre participation aux réseaux nationaux (F-ORE-T ; SOERE), continentaux (CARBOAFRICA) ou globaux (FLUXNET) ont permis depuis 2007 de contribuer aux méta-analyses du réseau La Thuile de FLUXNET. Ces méta-analyses comparent les sites aux échelles grands biomes, continentale ou globale, pour la productivité (GPP, NPP, NEP), les flux de CO₂, H₂O, et pour les grandes fonctions écosystémiques (R_{eco}, R_{soil}, R_h etc.). L'ensemble de ces méta-analyses a révélé l'importance explicative de nos sites tropicaux qui sont rares et donc recherchés, et permettent d'étendre les gammes de comparaison jusqu'aux extrêmes de productivité (écosystèmes tropicaux humides sempervirents fertilisés). En retour, l'unité profite d'un nouvel éclairage sur les performances relatives de ses propres sites, confirmant qu'ils se comportent de manière cohérente dans les nuages de points globaux, tout en représentant fréquemment des situations de productivité record (ex. des sites eucalyptus Brésil).

1.7.1 Méta-analyses C

Une méta-analyse de la productivité des forêts de la planète (Luyssaert et al., 2007) montrait que NPP, GPP et R_{eco} augmentent nettement de la température moyenne annuelle et avec les précipitations (**Fig. 8**), mais que le bilan de C de l'écosystème ne montre pas de tendance claire avec ces facteurs (les sites à fort GPP montrent également une forte R_{eco}). Cette étude nous indiquait qu'une jeune plantation tropicale (cocotier au Vanuatu) était comparable en termes de productivité primaire (GPP, NPP) aux forêts tropicales humides sempervirentes, soit parmi les écosystèmes naturels les plus productifs (Roupsard et al., 2007).

Une méta-analyse présente la respiration de l'écosystème, comme étant une fonction dépendant positivement de la productivité brute (GPP) et du LAI_{max} (Migliavacca et al., 2010).

Une méta-analyse propose un modèle simple pour estimer la respiration du sol à l'aide de la moyenne des températures annuelles, essentiellement (Bahn et al., 2010).

Une méta-analyse estime la GPP du globe à $123 \pm 8 \text{ GtC an}^{-1}$, à l'aide de 7 approches indépendantes calibrées sur les sites FLUXNET (Beer et al., 2010). Cette approche montre que plus de 40% des terres végétales sont limitées par les précipitations et révèle les gradients latitudinaux de GPP (**Fig. 35**). Elle montre également que les modèles mécanistiques actuels échouent à restituer certaines sources de variabilité, contrairement à certains modèles empiriques. Des processus sous-jacents peuvent faire défaut dans les modèles mécanistes régionaux, ce qui pourrait nécessiter de les reconsidérer à une échelle plus petite (écosystème ou BV).

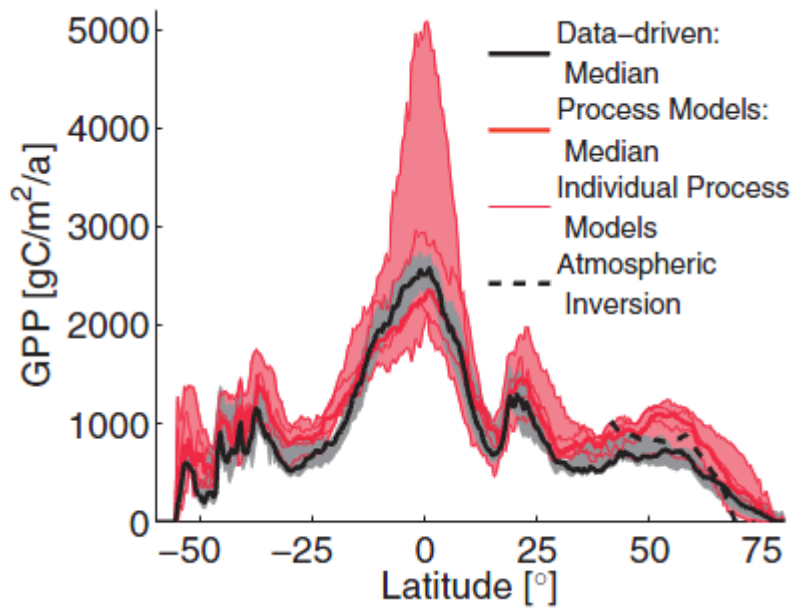


Fig. 35

Patron latitudinal du GPP global, avec son incertitude pour les process model (bande rouge) et pour les modèles empiriques (bande grise)

Source : Beer C., Reichstein M., Tomelleri E., Ciais P., Jung M., Carvalhais N., Rodenbeck C., Arain M.A., Baldocchi D., Bonan G.B., Bondeau A., Cescatti A., Lasslop G., Lindroth A., Lomas M., Luyssaert S., Margolis H., Oleson K.W., Rouspard O., Veenendaal E., Viovy N., Williams C., Woodward F.I. and Papale D. 2010. Terrestrial Gross Carbon Dioxide Uptake: Global Distribution and Covariation with Climate. *Science* 329: 834-838.

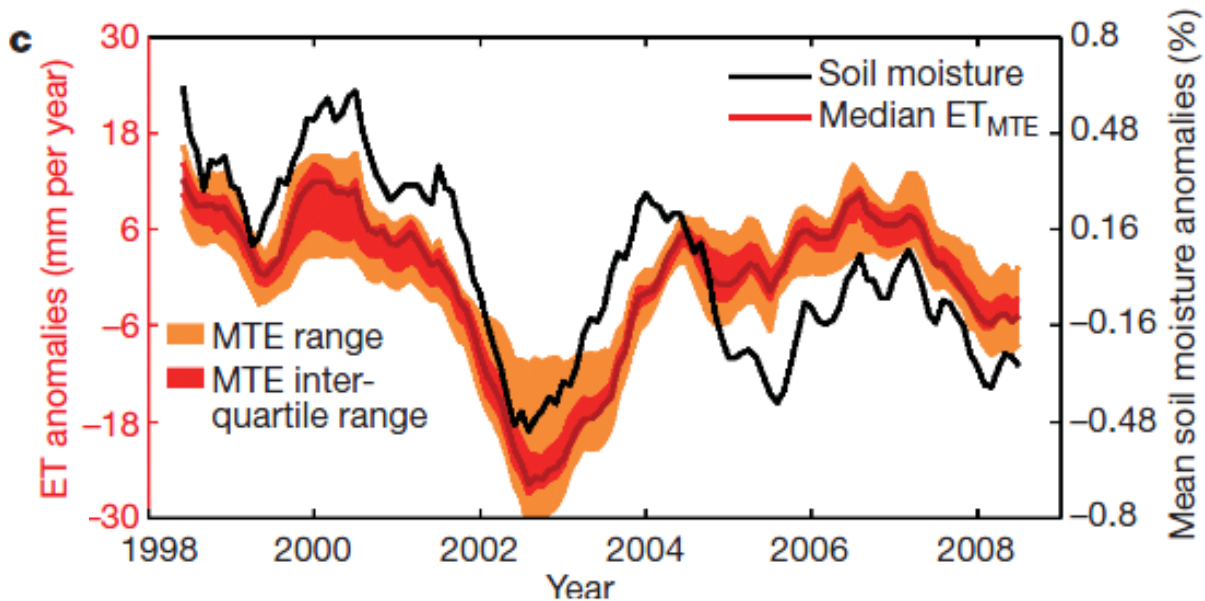


Fig. 36

Source : Jung M., Reichstein M., Ciais P., Seneviratne S.I., Sheffield J., Goulden M.L., Bonan G., Cescatti A., Chen J.Q., de Jeu R., Dolman A.J., Eugster W., Gerten D., Gianelle D., Gobron N., Heinke J., Kimball J., Law B.E., Montagnani L., Mu Q.Z., Mueller B., Oleson K., Papale D., Richardson A.D., Rouspard O., Running S., Tomelleri E., Viovy N., Weber U., Williams C., Wood E., Zaehle S. and Zhang K. 2010. Recent decline in the global land evapotranspiration trend due to limited moisture supply. *Nature* 467: 951-954.

1.7.2 Méta-analyses H₂O

Un méta-modèle basé sur des analyses d'images multispectrales satellitaires (végétation et sol) a permis de simuler fidèlement l'évapotranspiration mesurée par eddy-covariance de couverts tropicaux (Fisher et al., 2009). Ce modèle qui est en fait le modèle de Priestley-Taylor modifié pour tenir compte du LAI et du taux de couverture du sol est prometteur pour la spatialisation des flux et besoins hydriques à large échelle, et il a permis des simulations sur de grandes zones en Amérique (USA, Amazone).

Une méta-analyse porte sur l'estimation de l'évapo-transpiration du globe à l'aide d'un modèle en arbre (Model Tree Ensemble) calibrés sur les sites eddy-covariance, et validé sur des mesures de bilan hydrique de grands bassins (Eq. 11) (Jung et al., 2010). Elle a montré qu'au cours des 27 dernières années, les 16 premières auraient connu une augmentation de l'évapo-transpiration imputable à l'augmentation de la température (l'évapotranspiration aurait suivi la fonction de demande de l'atmosphère) tandis que les onze dernières se seraient stabilisées (hypothèse d'une limitation par l'offre en eau). Ce changement aurait été déterminé essentiellement par une réduction de la disponibilité en eau dans l'hémisphère Sud, surtout en Afrique et en Australie, changement mesuré par microondes satellites (Fig. 36).

1.7.3 Méta-analyses WUE

Les liens entre les flux de CO₂ et d'H₂O sont essentiels pour beaucoup de méta-analyses. En Afrique, sur 11 sites suivis dans le projet CARBOAFRICA, les précipitations étaient le principal facteur déterminant les flux de carbone GPP et R_{eco} (Merbold et al., 2009). La photosynthèse maximale était très corrélée aux précipitations annuelles moyennes ($r^2 = 0.89$) et très liée également au fAPAR obtenu par satellite. Pour la plupart des sites, la photosynthèse était sensible à une augmentation du VPD au-delà de 2 kPa. La respiration de l'écosystème dépendait de la température sur tous les sites et de l'humidité du sol s'ils recevaient moins de 1000 mm de pluies par an.

L'efficacité d'utilisation de l'eau (WUE) a fait l'objet d'une méta-analyse sur 43 sites (Beer et al., 2009), démontrant que l'efficacité d'utilisation de l'eau inhérente, IWUE* (= GPP x VPD/ET) augmente généralement durant des épisodes secs modérés et courts. En outre, IWUE* peut varier d'un facteur 3 entre sites, de façon corrélable au LAI et à l'humidité du sol à capacité au champ.

1.8 Conclusions : la productivité, quels processus importants pour quelle échelle ?

Notre travail écophysiological et bioclimatologique a porté sur plusieurs arbres ou plantes pérennes (chênes, peupliers, faidherbia, karité, cocotier, eucalyptus, hévéa), plantes herbacées (sous-states de systèmes agroforestiers, Araceae) ; plusieurs systèmes tropicaux (parcs arborés au Burkina Faso, plantations agroforestières de cocotier au Vanuatu, plantations pures d'eucalyptus au Congo ou au Brésil, café agroforestier au Costa Rica, café de plein soleil au Brésil, plantations pures d'hévéa en Thaïlande). Au cours du temps, des changements d'échelle ont progressivement été possibles grâce à la contribution de nombreux collègues, à l'introduction de nouveaux outils et à l'assimilation très progressive des concepts : on est passé ainsi de la feuille à la racine, aux fleurs, aux fruits puis à la plante, au sol, à l'écosystème, au bassin versant, à la région et puis aux biomes.

L'avantage de parcourir ces échelles est de réaliser intimement à la fois l'extrême complexité des phénomènes biophysiques qui interviennent à l'échelle locale ou micro-locale (par exemple dans des hot-spots du sol) et la nécessité de simplifier le formalisme dès lors qu'on s'intéresse à des échelles plus vastes. Il se produit un aller-retour permanent entre le désir de décrire précisément une fonction localement (par exemple à l'aide de traceurs isotopiques), et de la « neutraliser » globalement, en invoquant les phénomènes de compensation d'échelle par exemple. L'échelle de temps est au moins aussi difficile à appréhender que l'échelle spatiale, néanmoins le développement récent d'outils de télédétection ou de traçage isotopique permet de retourner dans le passé sur des durées appréciables. Une approche trans-échelle permet de bien comprendre les processus importants à chaque échelle, ainsi que leur poids relatif à chaque échelle. Une sélection des processus, des paramètres et des modèles peut alors être faite, en propre pour chaque échelle : ensuite, il faudra comprendre quels sont les paramètres pour lesquels le modèle choisi est sensible, et parmi ces paramètres, lesquels sont susceptibles de varier (dans le temps, dans l'espace), ce qui devrait permettre de choisir les priorités en termes d'expérimentation pour évaluer ces paramètres-là (les autres processus ou autres paramètres étant moins importants à représenter fidèlement à cette échelle-là, on pourra se contenter de les estimer ou de les ignorer). L'approche trans-échelle permet également de distinguer ce qui est banal ou normal dans un écosystème donné, de ce qui est original ou erroné : si un écosystème sort du nuage de points d'une méta-analyse, il convient d'en trouver la raison, qui peut être une erreur de mesure, un flux manquant, ou une vraie originalité (par exemple des plantations pérennes orientées vers la production fruitière peuvent avoir des allocations de C beaucoup plus élevées vers des compartiments à fort turnover que des plantations forestières, et corrélativement avoir des respirations hétérotrophiques élevées, et des respirations autotrophes plus basses). Anomalies et originalités sont fort intéressantes à signaler et à étudier, les deux étant porteuses d'innovations potentielles. Mais c'est bien le changement d'échelle qui permet de le détecter efficacement.

Il existe certainement une très grande variabilité interne à l'écosystème, et un très grand nombre de processus utiles à décrire aux échelles fines. Les approches et les modèles développés pour de grandes échelles de temps ou

d'espace tendent à s'affranchir de bon nombre de processus, pour des raisons évidentes : limitations par la puissance de calcul, possibilité ou non de documenter la variabilité spatiale des paramètres ou des processus, ou phénomènes de compensation entre échelles (par exemple compensation entre l'érosion des parcelles et la re-déposition à l'intérieur des bassins). Ainsi, les modèles de productivité ont-ils tendance à devenir plus simples au fur et à mesure que l'objet grandit (par exemple, des modèles hydrologiques globaux vont surtout travailler au pas de temps annuel et négliger les variations saisonnières de stocks d'eau, dS (Eq. 11), ce qui est suffisamment précis pour les quelques années courantes, mais peut s'avérer très inexact à long terme si les changements climatiques affectent durablement la tendance de dS). Les modèles disponibles paraissent très liés à une échelle donnée pour le moment (contrainte du nombre de paramètres ajustables ou de la capacité qu'on a de les renseigner en pratique ; contrainte de la sensibilité des modèles aux paramètres). Nous pensons que les modèles de bilan de C conçus pour des biomes arrivent à leur limite quand on les utilise pour décrire des phénomènes pour lesquels ils sont peu ou pas calibrés : par exemple l'effet des changements climatiques sur l'efficacité d'utilisation de l'eau ou la phénologie.

Des modèles empiriques à grande échelle peuvent fonctionner relativement bien sur des données passées ou actuelles (hindcasts), car ils s'ajustent sur la réalité et incluent, implicitement, les effets de cette variabilité, mais ils ne sont pas faits pour simuler l'avenir (forecasts), en particulier si les conditions d'avenir changent drastiquement (changements globaux par exemple). En revanche, des modèles mécanistes, peuvent fort bien rester imprécis sur les hindcasts parce qu'ils ne rendent pas compte, explicitement, de toutes les sources importantes de variabilité, mais être plus indiqués pour les forecasts. Confrontés à de moindres performances de modèles mécanistes, il devient très utile de revenir vers les processus importants aux échelles plus fines, et comprendre lesquels doivent être repris à l'échelle supérieure : par exemple une tendance à long terme dans dS devrait être modélisée explicitement pour refléter une tendance à long-terme dans l'évapo-transpiration.

La situation qui nous a paru parmi les plus critique en termes de modélisation est celle des cultures associées ou des systèmes agroforestiers. Il est difficilement envisageable de s'en tenir à des modèles simples ou facilement paramétrables car l'objet de modéliser ces systèmes est précisément de décrire les fonctions interactives ou les effets de facilitation entre membres de l'association, sachant que ce sont ces fonctions-là qui présentent un intérêt comparatif par rapport au fonctionnement en cultures pures et séparées. Des comparaisons de modèles sont envisagées. Nous pensons que les approches isotopiques sont vitales pour permettre de développer des modèles dédiés aux interactions au sein de systèmes mixtes ou agroforestiers.

Il y a beaucoup à gagner dans le cercle vertueux « Observation-Modélisation-Expérimentation », les trois approches se renforçant et se validant, ou se corrigeant. Nous proposons ici de rajouter « Comparaison d'échelles » à cet ensemble.

2 Projet : Apports du traçage isotopique à l'étude de la productivité de plantations pérennes et systèmes agroforestiers tropicaux

2.1 Contour général

2.1.1 Résumé

Une gestion durable, une intensification écologique, une agriculture de précision ou encore une recherche d'associations optimales pour les plantations et les systèmes agroforestiers tropicaux nécessiteront de disposer d'outils de mesure et de modélisation des flux, des stocks et des bilans de matière et d'énergie. Les modèles à base mécaniste ou semi-mécaniste, fondés sur des bases théoriques et paramétrés à l'aide de résultats expérimentaux sont des outils privilégiés d'une gestion scientifique des plantations, surtout si on en attend un usage générique ou des simulations dans le contexte du global change. Certaines méthodes pour mesurer les flux et les stocks entre grands compartiments de l'écosystème ont été présentées dans la partie Bilan, mais il nous faudra également (i) rentrer à l'intérieur des compartiments et mesurer des partitions, des paramètres cinétiques et des temps de résidence inaccessibles autrement (ii) vérifier les partitions en utilisant des méthodes expérimentales indépendantes.

L'allocation du carbone vers les puits de la plante (incluant les réserves), la partition des sources respiratoires de l'écosystème et le recyclage de l'azote de la litière (vers le sol, la microflore et la plante) sont nécessaires aux modèles que nous utilisons. Le traçage à l'aide d'isotopes stables est l'une des méthodes les plus utiles pour détailler les flux, la partition et le turnover du carbone et de l'azote à l'intérieur des compartiments.

2.1.2 Enjeux et justifications

Dans le cadre de la fusion récente entre l'UPR80 (Cirad) et l'UMR Eco&Sols⁷ (Montpellier), il ressort du projet scientifique de la nouvelle UMR l'ambition de développer des modèles communs plante-sol (axe transversal de modélisation), de les calibrer à l'aide des données expérimentales obtenues notamment grâce aux sites fortement instrumentés et observatoires de l'équipe (accès aux flux et aux stocks) et de paramétrer la taille des compartiments, les flux entre compartiments et le turnover à l'aide d'outils isotopiques. L'importance des outils isotopiques est clairement mentionnée dans les projets des 3 thèmes de l'UMR (Sols, activités et réseaux biologiques, Nutriments et intensification écologique, Carbone et changements globaux).

Les plantations modifient les stocks et la qualité de la MO des écosystèmes d'origine. En fonction de l'état initial avant plantation (climacique, intermédiaire, dégradé...) et de l'itinéraire technique adopté, une plantation peut appauvrir considérablement le milieu ou au contraire le ramener progressivement vers son optimum

⁷ <http://www.montpellier.inra.fr/ecosols/>

trophique. Les risques de baisse de fertilité sont très élevés pour les plantations tropicales tournées vers l'exportation. La durabilité, la séquestration de C et l'adaptation face aux changements globaux (usage des terres, climat) (Thème 3 de l'UMR Eco&Sols : Carbone et changements globaux⁸) s'imposent comme enjeux économiques et environnementaux capitaux mais restent très difficiles à appréhender. On peut évaluer les systèmes de production ponctuellement (stocks) ou de manière plus étendue dans le temps (dans des chronoséquences par ex.) mais on se contente alors de constater l'impact. Les approches fonctionnelles centrées sur les processus sont des outils privilégiés permettant d'identifier des indicateurs intégrés de l'évolution à long terme des écosystèmes, de comparer des alternatives de gestion pour des termes variables.

La modélisation fonctionnelle des écosystèmes couple des processus physiques, chimiques et biologiques, simule des flux de matière entre les compartiments, puis les intègre. Elle utilise des bases théoriques et les ajuste à partir d'observations ou d'informations expérimentales en provenance des écosystèmes étudiés. Au sein du thème transversal de modélisation de l'UMR Eco&Sols, nous devons mettre en oeuvre des modèles couplés (croissance, décomposition de la matière organique dans le sol, conséquence de la libération des éléments minéraux sur la production à l'instar de G'Day, (Comins and McMurtrie, 1993), ou CASTANEA (Dufrêne et al., 2005), ORCHIDEE (Krinner et al., 2005), MOMOS (Pansu et al., 2010) couplé à min3P (Nowack et al., 2006). Une approche résolument mécaniste, qui prenne en compte les processus élémentaires et leurs interactions peut simuler des situations nouvelles ou des effets à long terme. En ce qui concerne les modèles agroforestiers, le choix en cours de discussion entre CAF (van Oijen *et al.*, 2010b, a), Yield-SAFE (van der Werf et al., 2007), WANULCAS (Van Noordwijk and Lusiana, 1998), APSIM (Keating et al., 2003), CEEOT-SWAPP (Saleh et al., 2010).

Les sites eucalyptus-Brésil, eucalyptus+savane+forêt secondaire Congo, café agroforestier-Costa Rica, hévea-Thaïlande sont proposés ici en première approche en raison de leurs travaux antécédents à l'échelle de l'écosystème sur les mesures de flux de C par eddy-correlation ou de cycles biogéochimiques et de l'état d'avancement des modèles à l'échelle plantation ou écosystème. Mais ces applications ne sont certes pas exclusives au sein de l'UMR Eco&Sols.

2.1.3 Etat de l'Art

L'usage des isotopes stables dans la recherche en écologie s'est généralisé depuis 20 ans. Les flux, la partition et le turnover peuvent être mesurés par des méthodes de traçage isotopique. Les isotopes sont de précieux intégrateurs (temps & espace) de la manière dont les plantes réagissent, ou ont réagi par le passé, à leur environnement biotique et abiotique. Les isotopes stables ont eu un impact aussi déterminant en écologie que la biologie moléculaire en génétique, avec des applications allant de l'échelle cellulaire jusqu'à l'échelle globale ou de la seconde au millénaire. Ils témoignent naturellement par leur « signature isotopique » du résultat intégré de processus longs et complexes qui affectent les compartiments. Ils offrent leurs solutions élégantes et accessibles aux problèmes écologiques les plus inextricables (revue dans (Dawson et al., 2002)). La tendance s'amplifie grâce

⁸ http://www.montpellier.inra.fr/ecosols/themes_de_recherche/carbone_et_changements_globaux

à des méthodes récentes permettant de les mesurer en ligne au cours des processus en phase gazeuse (spectroscopie en ligne et plus récemment tunable laser diode, TDL⁹ ou CRDS¹⁰). Des techniques de marquage ont été développées sur arbres adultes entiers (ex. projet ANR CATS) et la cinétique des éléments marqués a été suivie très efficacement dans les puits, en particulier dans le CO₂ respiré à l'aide de la TDL ((Plain et al., 2009); (Marron et al., 2009); Séminaire Isotopes Nancy 2009).

Bien que certaines de nos équipes du Cirad et de l'UMR Eco&Sols aient déjà utilisé les outils isotopiques à diverses occasions, nous pensons que les bases de données expérimentales et les modèles disponibles actuellement appellent un développement important du recours aux isotopes. Ci-dessous, un rapide inventaire des ressources :

- ✓ à l'échelle de l'arbre, des modèles basés sur des règles de croissance (ex. Eucalyptus-Dendro, (Saint-Andre et al., 2002; Saint-André et al., 2003) mis en œuvre dans la plate-forme CAPSIS, (de Coligny et al., 2003)), sur des règles architecturales (ex. AMAP, (Dauzat et al., 2001) ; (Jourdan and Rey, 1997b; Jourdan and Rey, 1997a), (Pages and Aries, 1988)) ou basés sur des relations sources-puits (ex. sur palmier PhénoPalm ; EcoPalm ; sur hévéa : (Thaler and Pagès, 1998) ; sur café (Vaast et al., 2005) ; (Genard et al., 2008)). Sur hévéa, les propriétés hydrauliques (Sangsing et al., 2004) ou les perturbations induites par la saignée (Silpi et al., 2007), (Chantuma et al., 2009)) sont prises en comptes. D'autres travaux expérimentaux ont porté sur les réserves (Mialet-Serra *et al.*, 2005; Mialet-Serra *et al.*, 2008) ;
- ✓ à l'échelle de l'écosystème sur des modèles de bilan minéral (Laclau *et al.*, 2000; Laclau *et al.*, 2001), d'absorption de la lumière par modèles big-leaf et Sunshade (Roupsard et al., 2008a), de photosynthèse du couvert (ex. modèle Sun-shade (Deveau, 2003) ; Eucalypt-EcoPhy ou Maestra ou Canoak, (Nouvellon et al., 2003)). Des modèles d'évapo-transpiration ont également été calibrés sur nos plantations (Penman-Monteith (big-leaf), Shuttleworth et Wallace (big-leaf à deux sources (sol et couverture), Sun-shade, Multicouches, BILJOU (Granier et al., 1999), et Hydro-SVAT (Gómez-Delgado et al., 2010) ;
- ✓ pour le sol, un effort de modélisation du fonctionnement est en cours sur la base de CENTURY, (Parton et al., 1987) ; (Le Dantec, 2000) ; (Epron et al., 2001)), de (Agren et al., 2001) par (d'Annunzio et al., 2008a; d'Annunzio et al., 2008b). Pour l'UMR Eco&Sols, les modèles min3P (Nowack et al., 2006) et MOMOS (Pansu et al., 2010) ont été et seront particulièrement développés.

⁹ Tunable Laser Diode

¹⁰ CRDS : Cavity Ring-Down Spectroscopy : méthode récente de mesure de la concentration d'un gaz (CO₂, H₂O, O₂, N₂O, CH₄...) et de sa composition isotopique. Les appareils de mesure peuvent recevoir des ampoules injectables (plus petits échantillons de 20 ml de gaz), ou un flux continu. La stabilité (2‰ pour $\delta^{13}\text{C}$ sur 24h), la gamme de mesure (200-3500 ppm pour CO₂) et la précision (0.3‰ pour $\delta^{13}\text{C}$) seraient comparables aux approches classiques par IRGA et IRMS. La période de mesure est de l'ordre de 2 s, mais un appareil à 10Hz existe, intéressant pour usage futur en eddy covariance. Couplé à un appareil de combustion en entrée, il est possible de mesurer aussi la composition isotopique de la matière organique. Un gas chromatographe peut être placé avant l'appareil de combustion pour séparer les composants organiques. Le prix par analyse isotopique est en principe bien moindre que par IRMS

Les apports de litières et les flux totaux de C et d’N vers le sol sont généralement bien connus ((Laclau *et al.*, 2000; Laclau *et al.*, 2009) ; Séminaire ATPCarbone (Hamel *et al.*, 2004) ; Navarro *et al.*, 2008) mais on ignore le plus souvent quelle part du C est contenue et incorporée dans la MO « active, lente et passive » et contribue à la séquestration à long terme du C ou quelle part de l’N des litières est ré-assimilée par la plante (Zeller *et al.*, 2000; Zeller *et al.*, 2001). Nous soulignons que les flux de C et d’N entre la litière, le sol, la plante, le stockage de C et d’N dans la matière organique (MO) et les pertes de l’écosystème sont des domaines trop peu documentés sur nos objets d’étude actuellement et appellent à de nouveaux développements dans le cadre de la fusion avec l’UMR Eco&Sols.

- ✓ La respiration totale de l’écosystème ((Migliavacca *et al.*, 2010) ; Séminaire ATPCarbone (Hamel *et al.*, 2004)), celle du sol et des racines ont été mesurées ((Epron *et al.*, 2004; Epron *et al.*, 2009) ; (Marsden *et al.*, 2008a; Marsden *et al.*, 2008c) ; (Nouvellon *et al.*, 2008) ; (Hergoualc’h *et al.*, 2008)). La respiration des troncs a été mesurée (Silpi, 2004) et celle des plantes entières estimée (Navarro *et al.*, 2008) mais on distingue mal la contribution respective de la respiration autotrophe et hétérotrophe dans la respiration de l’écosystème ou la contribution des différentes sources élémentaires. La quantité de C assimilée et stockée par les plantes est généralement connue (Nouvellon *et al.*, 2003) ; Navarro *et al.*, 2008, (Saint-Andre *et al.*, 2005) ; (Franck *et al.*, 2006; Franck and Vaast, 2009)) et on simule empiriquement des allocations mais on ignore le trajet, la partition et le turnover réels des métabolites entre les différents puits. Ces lacunes empêchent de développer une modélisation mécaniste ou de vérifier la validité des modèles empiriques que nous utilisons par défaut. Les verrous peuvent être levés à l’aide d’investigations plus poussées sur les flux des éléments à l’intérieur des compartiments, notamment à l’aide des traceurs isotopiques.

Voici quelques exemples, développés par les chercheurs et laboratoires que nous souhaiterions associer à ce projet :

- ❖ C et H₂O : photosynthèse (Nogues *et al.*, 2004), respiration ((Ghashghaie *et al.*, 2001), (Damesin and Lelarge, 2003), Noguès *et al.*, 2004 ; Epron *et al.*, 2009, (Marron *et al.*, 2009) ; (Plain *et al.*, 2009)), métabolisme (Tcherkez *et al.*, 2003), allocation & flux de métabolites & substrats utilisés pour la croissance ((Deléens *et al.*, 1994), (Lacointe *et al.*, 2004) ; (Lamade *et al.*, 2009), décomposition des litières, stockages dans le sol, efficience d’utilisation de l’eau ((Damesin *et al.*, 1997), (Bonal *et al.*, 2000b)), profondeur de prélèvement de l’eau ((Bonal *et al.*, 2000a)), partition en plantes C3 et C4 (Epron *et al.*, 2009), etc.
- ❖ N : assimilation, minéralisation, nitrification, flux dans les litières, la microflore, le sol, et allocation dans la plante ((Zeller *et al.*, 2000; Zeller *et al.*, 2001) ; D’annunzio *et al.*, 2008a,b) ; dans la faune du sol (Caner *et al.*, 2004) ; fixation symbiotique (Bouillet *et al.*, 2008)), etc.

2.1.4 Objectifs scientifiques

Notre objectif est de promouvoir le traçage isotopique pour débloquer nos verrous de modélisation, pour ce qui concerne les plantations pérennes ou les systèmes agroforestiers tropicaux. Trois axes nous paraissent prioritaires :

Axe prioritaire 1

Devenir de l'azote et du carbone lors des processus de décomposition de la matière organique : notre premier objectif est de synthétiser l'ensemble des informations expérimentales disponibles et d'évaluer la taille des pools « actifs, lents et passifs » de C du sol afin de simuler les dynamiques du C dans le sol. Ce volet est étroitement couplé avec le suivant sur la respiration des compartiments du sol. Une étape expérimentale supplémentaire est proposée : comprendre la dynamique de l'incorporation de l'N de la litière au sol et à la microflore et son recyclage par les plantes (assimilation et allocation d'N depuis les racines jusqu'aux organes aériens) à l'aide de nouvelles expériences de marquage isotopique (^{15}N) des litières. La fixation d'azote pourra être traitée également dans le cas des plantations mixtes ou agroforestières.

Axe prioritaire 2

Partition des flux respiratoires du sol (R_s), des plantes (R_a) et de l'écosystème (R_e). La respiration de l'écosystème est complexe par nature mais sa compréhension détaillée est cruciale pour appréhender la séquestration de C et la durabilité de la MO. Il est possible de séparer les multiples sources respiratoires de l'écosystème, notamment en phénomènes auto ou hétérotrophes. Des modèles de dilution permettent de calculer la part relative de deux sources de composition isotopique connue ($\delta^{13}\text{C}$) dans un flux commun. Le modèle complet de R_e pourrait alors être calibré et couplé au modèle de production primaire brute (GPP) disponible, la résultante étant NEE.

Axe prioritaire 3

Allocation du C assimilé vers les puits. Nos modèles d'allocation ont été paramétrés jusqu'à présent en prenant peu en compte les flux mesurés de métabolites primaires. Ceux-ci sont particulièrement importants pour comprendre la saisonnalité ou la bi-annualité chez les plantes fruitières. Nous proposons de quantifier expérimentalement le flux, la partition et le turnover des métabolites primaires entre les sources (feuilles) et les puits (fruits, méristème apical, tige, racines, réserves). Nous apporterons des arguments expérimentaux aux questions relatives aux couplages, par exemple feuille-fruits, ou feuilles-racines fines ou à la dynamique des réserves. Croissance racinaire et respiration autotrophe sont des puits généralement très importants, ce qui justifie le couplage avec les deux volets précédents.

2.2 AXE 1 : Devenir de l'azote et du carbone lors des processus de décomposition de la matière organique.

2.2.1 Résumé

Notre proposition s'appuie sur l'ensemble des travaux et résultats récents consacrés à la durabilité des systèmes plantés. Notre premier objectif est de synthétiser l'ensemble de l'information expérimentale acquise et d'acquérir de nouvelles informations pour paramétrer et valider les modèles de décomposition des litières et de MO. Les expérimentations complémentaires portent sur deux aspects : la quantification des pools de matières organique dans le sol en fonction des modes de gestion (relation très étroite avec le l'AP2) et l'utilisation des isotopes (abondance naturelle ^{15}N et ^{13}C , marquage ^{15}N , systèmes étudiés) pour suivre efficacement le devenir de l'azote dans le sol, les micro-organismes et les arbres lors des processus de décomposition. Ces expériences permettront, au vu des dynamiques observées, d'affiner ou modifier les procédures de gestion (les trois systèmes étudiés) et ensuite de contribuer au développement des modèles de décomposition (ex CENTURY, Parton et al. 1987 ; (Agren et al., 2001) ; min3P (Nowack et al., 2006) ; MOMOS (Pansu et al., 2009a; Pansu et al., 2009b; Pansu et al., 2010) en connexion avec les modèles de croissance. Les modèles validés seront ensuite utiles pour simuler l'impact de scénarii d'itinéraires techniques ou de modes de gestion sur la respiration de l'écosystème et l'évolution des pools de MO.

2.2.2 Enjeux et justifications

La décomposition de la matière organique est l'un des processus clés du fonctionnement d'un écosystème et en particulier du cycle du carbone (production de gaz à effets de serre : CO_2 , CH_4 , N_2O ; stockage de carbone dans le sol sous forme labile, stable ou récalcitrant). Elle constitue également un processus essentiel de l'évolution de la fertilité des sols dans toutes ses composantes (physique : ciment de structure améliorant les capacités en air et eau du sol ; chimique : capacité d'échange et de stockage d'éléments minéraux ; biologique : support énergétique pour les micro-organismes). Dans le cas des plantations tropicales que nous étudions, essentiellement tournées vers la production de matières en vue de leur exportation de l'écosystème (bois pour l'eucalyptus, fruits pour le café, bois et latex pour l'hévéa), les risques de déficits en éléments minéraux sont très élevés. Les apports de carbone et retours d'éléments minéraux au sol via les chutes de litières sont très importants (D'annunzio et al. 2008) mais les niveaux de respiration sont également très importants (Epron et al. 2004, Luyssaert et al, 2007 ; (Migliavacca et al., 2010) ; (Bahn et al., 2010)). L'évaluation de la durabilité des plantations ainsi que du stockage à long terme du carbone dans le sol selon différents modes de gestion est complexe et nécessite de mettre en oeuvre des modèles couplés (croissance, décomposition de la matière organique dans le sol, conséquence de la libération des éléments minéraux sur la production à l'instar de G'Day, (Comins and McMurtrie, 1993), ou CASTANEA, (Dufrêne et al., 2005)). Si les modèles de croissance sont actuellement disponibles pour les systèmes étudiés (Eucalypt-dendro (Saint-André et al., 2002), (Nouvellon et al., 2003), Séminaire ATPCarbone (Hamel et al., 2004), il n'en est pas

de même pour l'évolution de la matière organique dans le sol. Ce projet, via principalement des expériences isotopiques et de quantification de pools de matières organiques, se propose de lever ce verrou et d'aboutir à des modèles qui puissent aider à la gestion des systèmes étudiés.

2.2.3 Etat de l'Art

La décomposition est un processus à la fois physique, chimique ((Joffre et al., 1992), (Trofymow et al., 2002)) et biologique. Dès 1929, Tenney and Waksman identifient que les taux de décomposition sont contrôlés par 4 facteurs distincts : (i) la composition chimique de la matière à dégrader, (ii) un apport suffisant en N pour les organismes décomposeurs, (iii) la nature et l'abondance des micro-organismes impliqués, (iv) les conditions environnementales (aération du sol, humidité, température). La décomposition n'est plus vue comme une simple dégradation de la matière organique fraîche mais comme un double processus de minéralisation et de formation de complexes humiques stables. (Sollins et al., 1996) développent d'ailleurs un modèle conceptuel où la matière organique dans le sol est en constante évolution via des processus de stabilisation / déstabilisation.

L'azote et la lignine sont identifiés comme des facteurs clés qui influencent à la fois le taux mais aussi la structure de cette formation humique. Récemment les études isotopiques ont permis de mieux préciser les schémas de libération de l'azote dans le sol. En effet, à partir d'une litière enrichie en ^{15}N , les différents processus caractérisant l'évolution de l'azote pendant la décomposition peuvent être étudiés plus précisément et sans perturbations artificielles des pools d'azote. Par exemple, Zeller et al. (2000, 2001) ont suivi la dynamique d'incorporation du ^{15}N dans les sols et dans les arbres après un dépôt de litière marquée dans des peuplements de hêtres. Ils montrent que durant les deux premières années de décomposition, les litières absorbent et libèrent de l'azote simultanément. L'azote libéré par les litières s'accumule préférentiellement dans l'humus, l'absorption par les arbres représentant seulement 0.2 à 1.1 % par an au début de la décomposition. Cependant, l'incorporation de ^{15}N dans l'arbre atteint 31 % après 8 ans dans une hêtraie tempérée avec un humus de type moder. Ceci indique que si les conditions climatiques sont plus favorables à la décomposition et à la minéralisation de la litière, comme sous les tropiques, on peut peut-être s'attendre à ce que l'arbre utilise une plus grande proportion de l'azote des provenant des litières.

Pour traduire les évolutions de la matière organique dans le sol, nous avons relevé 3 classes intéressantes de modèles, sachant qu'il en existe plusieurs dizaines dans la littérature :

- ✓ les modèles basés sur des pools de matière organique « actifs, lents et passifs » (Modèle CENTURY, Parton et al. (1987) et tous les modèles dérivés à partir de celui là. Ces modèles sont basés sur l'hypothèse que l'évolution d'un pool de matière organique dépend du stock initial, des apports de litière et d'une vitesse de décomposition spécifique au compartiment. Les facteurs régulant la vitesse de décomposition peuvent dépendre de la texture du sol, de la composition des litières initiales, de la température, l'humidité du sol, etc...
- ✓ les modèles basés sur une évolution continue de la matière organique dans le sol (Ågren et al., 2001). La qualité des matières organiques est considérée dans son ensemble avec une évolution continue et

concomitante à la perte de matière (carbone). (Joffre et al., 2001) utilisent ce modèle lors d'expériences de décomposition de litière au laboratoire et montrent (i) que moyennant quelques hypothèses l'indice de qualité peut-être estimé à partir de la perte de masse, (ii) que cet indice de qualité a une portée plus synthétique qu'un indice basé sur la composition chimique de la litière et (iii) qu'il est facilement calibrable à l'aide de la spectrométrie par proche infra-rouge (NIRS). D'Annunzio et al., 2008a,b utilisent ce modèle et montre que la qualité des litières varie fortement d'un clone d'eucalyptus à l'autre mais aussi d'une fertilité à l'autre. Ce résultat plaide fortement vers l'utilisation de modèles couplés (croissance/évolution de la MO, les deux phénomènes étant indissociables).

- ✓ (iii) des modèles mettant en exergue la dynamique de la biomasse microbienne (MOMOS, Pansu et al., 2010)

Sur nos plantations, les cinétiques de dégradation des différents types de litières (feuilles, branches, écorces, racines etc.) ont été précisées à l'aide d'expériences de décomposition au champ en litter-bags (Kazotti 2004, Nzila et al. 2004, Séminaire ATPCarbone). La litière résiduelle (Litter Mass Remaining, LMR) a été enregistrée au cours du temps, ainsi que la composition spectrale (indice de qualité) de celle-ci (par NIRS). La respiration du sol (ou sol et litière) a été enregistrée simultanément, ainsi que la respiration de l'écosystème. Ces éléments, indispensables pour élaborer un modèle de décomposition de la litière et d'évolution de la matière organique dans le sol, restent toutefois incomplets : (i) il est nécessaire de quantifier les différents pools de matière organique dans le sol (labile et stable) en fonction de la gestion des parcelles, (ii) le processus de minéralisation de l'azote organique est plus complexe qu'une simple libération de l'élément nutritif et il est nécessaire de mettre en œuvre les expériences isotopiques pour obtenir un modèle complet azote/carbone (iii) les respirations auto et hétérotrophe doivent être séparées ; (iv) la dynamique microbienne doit être suivie.

2.2.4 Objectifs scientifiques

Compte tenu des éléments précédents, il est proposé (i) de traduire les informations existantes sur les pools et qualité de MO du sol et de litière en termes de constantes de décomposition et de temps de résidence du C et de l'N dans les compartiments, (ii) d'effectuer des expériences isotopiques ^{15}N afin de mieux évaluer le devenir de l'azote dans le sol et dans les plantes par dosage des isotopes naturels et par application d'engrais marqué, (iii) de développer un modèle de décomposition de la litière et d'évolution de la matière organique dans le sol sur la base de ces résultats en connexion avec les modèles de croissance, (iv) de valider ces modèles couplés dans les dispositifs expérimentaux de gestion de la matière organique (essai CIFOR pour eucalyptus ; essai sur café agroforestier) et enfin d'interpréter l'influence des modes de gestion sur les apports et la décomposition.

2.2.4.1 Quantifier les différents pools de MO et leur vitesse de décomposition en fonction du mode de gestion.

Il s'agit d'évaluer quels sont les différents pools de matière organique dans le sol (pool microbien, fraction

labile, fraction stable) et leur variation selon : (i) la durée du système productif; chronoséquence forêt, plantations, jardins, jachères, (ii) la comparaison plantation / milieu d'origine, (iii) les modes de gestion de la litière et des rémanents d'exploitation. Des expériences en microcosmes seront menées pour obtenir les constantes de décomposition des différentes fractions. Des mesures de respirations seront effectuées sur chaque site pour être en mesure de valider le modèle d'évolution de la matière organique dans le sol.

2.2.4.2 Etudier le devenir de l'azote dans le sol et dans les plantes

Il s'agit (i) d'installer une placette d'expérimentation avec un apport d'engrais classique mais marqué à l'azote et de suivre tous les 6 mois l'évolution du ^{15}N dans les différents compartiments des arbres (aériens et souterrains) et dans les horizons du sol, (ii) de récolter les litières marquées pour les disposer dans une parcelle adulte, de suivre la décomposition de cette litière au cours du temps, et enfin d'analyser le devenir de l'azote marqué dans la litière, les arbres et les horizons du sol (en particulier les différents pools de matière organique du sol). Cette analyse permettra en outre d'estimer le stockage du carbone dans la matière organique dans le sol en faisant l'hypothèse que le ratio C/N de la nouvelle matière organique est identique à celui de la matière existante. Cette estimation du stockage de carbone pourra être confronté à des mesures de respiration et les modèles établis dans le l'AP2 de cette ATP (séparation de la respiration hétérotrophe et autotrophe).

2.2.4.3 Développer un modèle d'évolution de MO dans le sol en connexion avec les modèles de croissance disponibles

Sur la base des éléments déjà existants (expériences au champ de décomposition ou au laboratoire) et des résultats qui seront obtenus dans les deux points précédents (quantification des pools de MO et devenir de l'azote), il est envisagé de développer un modèle d'évolution de la matière organique dans les sols en connexion avec les modèles de croissance disponibles.

In fine, l'objectif appliqué est d'obtenir une chaîne de modèles qui puisse restituer correctement les effets de la gestion ou d'une variation du bilan azoté (baisse de la fertilité) sur (i) la production, (ii) la durabilité des plantations et (iii) sur la bio-séquestration de carbone dans les sols.

2.2.4.4 Produits (délivrables)

- Modèle de décomposition de la litière et d'évolution de la matière organique dans le sol
- Modèles couplés Croissance / Evolution de la matière organique dans le sol /Respiration du sol
- Outils de simulation pour la gestion mettant en œuvre les modèles précités.
- Simulation de l'impact de scenarii

2.2.5 Description du travail

2.2.5.1 Quantification des différents pools de MO.

L'identification des différents pools de matière organique dans le sol fera l'objet d'un fractionnement physique permettant d'identifier le C soluble, la MO à caractère figurée et les MO associées aux

colloïdes minéraux. La méthode consiste à diluer un poids défini de sol (100g environ) dans de l'eau distillée avec un brassage mécanique. La solution est ensuite passée dans des tamis successifs. Pour les sols à faible stabilité structurale (comme par exemple ceux du Congo), la dispersion des agrégats de taille supérieure à 50 µm est obtenue facilement par simple agitation du sol dans l'eau en présence de billes. L'utilisation d'un dispersant chimique comme l'héxametaphosphate de sodium permet de s'assurer d'une dispersion complète. Pour chaque fraction, les éléments organiques (légers) sont séparés des éléments minéraux (plus lourds) par flottaison/sédimentation. Des analyses CHN et des dosages isotopiques ^{13}C seront réalisés sur chaque fraction avant décomposition (cf ci-dessous).

2.2.5.2 Vitesses de décomposition des différents pools de MO.

Des études de minéralisation du C et N par fraction ainsi que des analyses isotopiques (^{15}N dans le sol sous litière marquée, ^{13}C pour les plantations d'eucalyptus après savane) permettront de renseigner la dynamique des pools organiques du sol. Chaque fraction sera mise à décomposer en microcosme. Il sera nécessaire de prélever du sol dans chaque système, d'extraire les micro-organismes afin d'inoculer les substrats des microcosmes. Les pertes en carbone seront évaluées soit directement (analyseur continu de type IRGA, nécessite peu de matière), soit indirectement avec du NaOH et un titrage CO_2 (nécessite plus de matière).

2.2.5.3 Suivi du ^{15}N dans le sol et la plante

Afin d'obtenir un marquage de l'azote de la matière végétale (notamment des feuilles pour obtenir des litières marquées) il y a plusieurs méthodes envisageables (engrais ou pulvérisation sur le feuillage). Nous proposons de marquer les végétaux à l'aide d'engrais du fait de la taille des arbres (les eucalyptus atteignent facilement 6 à 10m à 12 mois). Un des avantages de cette technique est qu'elle permet d'obtenir rapidement un enrichissement en ^{15}N dans la plante entière. Le désavantage majeur est la double dilution (dans le sol puis dans la plante) mais cet effet est toutefois réduit sur des sols pauvres souvent caractérisés par des faibles teneurs en matière organique (ce qui est notre cas). Des prélèvements de sol et d'arbres seront effectués tous les 6 mois pendant deux ans et demi afin d'évaluer le devenir de l'azote marqué dans le sol et dans la plante.

2.2.5.4 Suivi de la décomposition de la litière marquée et séparation de la part d'azote libérée et immobilisée lors du processus de décomposition

Lorsque des feuilles marquées commenceront à tomber (parcelles du point 3), elles seront récoltées et appliquées dans deux parcelles adultes afin d'évaluer le devenir de l'azote lorsqu'il est apporté sous forme de litière. Les parcelles seront sélectionnées de façon à être situées sur une même fertilité que les deux peuplements expérimentaux mis en place dans le point 3. A partir du premier dépôt de feuilles marquées, des prélèvements de sol et d'arbres seront effectués tous les 6 mois pendant deux ans. Les zones d'application de la litière marquée sera évaluée en abattant 3 arbres témoins afin d'identifier la localisation des racines fines. L'homogénéité des

feuilles marquées (proportion des éléments constitutifs) sera vérifiée par rapport à des feuilles non marquées prélevées sur des arbres de même âge, du même clone et plantés sur des fertilités comparables.

2.2.5.5 Modèles et validations

La modélisation sera conduite selon les priorités de l'axe transversal de modélisation de l'UMR Eco&Sols Le développement des modèles d'évolution de la matière organique sera réalisé en étroite connexion avec les modèles de croissance. La forme des modèles complets (croissance/sol) dépendra du couplage envisagé

2.2.5.6 Evaluation de modes de gestion alternatifs

Les sorties des modèles établis seront confrontées aux mesures effectuées dans les dispositifs expérimentaux de gestion de la matière organique.

Sur la base des essais actuellement menés au Brésil sur les plantations mixtes (eucalyptus et acacia) ou au Costa Rica (café et erythrine), il sera effectué des mesures complémentaires concernant les pools de matière organique ainsi que des dosages ^{15}N dans les différentes fraction du sol, de la litière et des plantes.

2.3 AXE 2 : Partition des flux respiratoires du sol et de l'écosystème

2.3.1 Résumé

La respiration de l'écosystème est complexe mais vitale pour comprendre la séquestration de C et la durabilité de la MO. Des développements méthodologiques permettent de mesurer directement la respiration de l'écosystème (R_e) par eddy-correlation ((Reichstein et al., 2005) ; (Lasslop et al., 2010)), de séparer les sources rhizosphérique et non-rhizosphérique du sol (fosses d'exclusion racinaire, annellation des arbres, mesure de la respiration des racines en direct...). Ces méthodes sont précieuses mais appellent des validations par des méthodes indépendantes en raison de biais qui leur sont propres. En outre, les modèles mécanistes de respiration à compartiments nécessitent de séparer tous les flux. Aujourd'hui, il est possible de séparer les sources respiratoires à l'échelle de l'écosystème entier et de ses différents compartiments, grâce au développement des isotopes stables du C, par marquage ou en abondance naturelle. On mesure la respiration et la signature isotopique ($\delta^{13}C$) de l'air respiré par différentes sources et des modèles simples de dilution isotopique calculent la part relative de deux sources dans une résultante. On peut aussi mesurer directement $\delta^{13}C$ de l'ensemble des sources respiratoires de l'écosystème, puis le décomposer par parties.

2.3.2 Enjeux et justifications

« Ce qui n'est pas respiré par l'écosystème ou exporté est stocké ». Ce principe de base rappelle l'importance de la respiration de l'écosystème (R_e) pour la séquestration de carbone (C) et la durabilité de la matière organique du sol (MOS). Comprendre les processus qui contrôlent le re-largage du C fixé par les plantes (respiration autotrophe = R_a) ou la minéralisation du C de la MO et des litières (respiration hétérotrophe = R_h) est donc aussi essentiel que comprendre la photosynthèse. Les deux processus renseignent les modèles de croissance, d'allocation, de turnover des pools de MO, de décomposition et finalement de séquestration de C et de durabilité.

En raison de la multiplicité des sources de respiration de l'écosystème (plante, MO du sol, litières, micro-organismes liés aux racines, pool microbien, faune/flore), de leur sensibilité propre aux conditions ambiantes et de leurs interactions, R_e et ses composantes, autotrophes ou hétérotrophes comptent parmi les processus les moins bien compris des bilans de C, ceci par l'ensemble de la communauté scientifique. R_e présente des variations spatiales et temporelles très importantes, liées au climat, à l'activité des plantes ou de la faune/flore du sol dont la compréhension nécessite des efforts accrus de recherche, de modélisation et de validation. Des efforts de méta-analyse de R_e sont en cours (Migliavacca et al., 2010). La respiration des écosystèmes tropicaux est très peu étudiée. En raison des particularités de ces écosystèmes (ex. saisonnalité moins marquée, croissance continue des peuplements, forte productivité primaire et forte production de litières, etc.), on s'attend à rencontrer des fonctionnements respiratoires singuliers, utiles à la compréhension générale des processus qui régissent l'ensemble des écosystèmes terrestres. Par exemple, comment la partition de R_e entre R_a et R_h évolue-t-elle dans une gamme de plantations variant pour l'allocation du C vers la croissance ou la mortalité (Fig. 9 et 10) ?

2.3.3 Etat de l'art

Les modèles disponibles pour rendre compte des flux respiratoires à l'échelle de l'écosystème, des pools de MO et de leur turnover (ex. CENTURY, Parton et al. 1987) nécessitent de renseigner la valeur des flux élémentaires, c'est-à-dire en pratique de pouvoir séparer plusieurs sources contribuant à un flux mesuré (conclusions de l'atelier CaRTE, (Trumbore and Pataki, 2004)). On n'y parvient qu'en combinant des mesures directes en conditions naturelles (respiration des compartiments, suivis saisonniers, systèmes de mesure de respiration en continu (Damesin et al., 2002), des traitements particuliers (ex. fosses d'exclusion racinaire, Epron et al. 2004, mesure directe de la respiration racinaire, Marsden et al, 2008), et des méthodes indirectes (traçage et pondération des sources respiratoires à l'aide d'isotopes (revue dans Dawson et al. 2002). L'outil isotopique est proposé ici pour séparer les flux, renseigner les modèles et valider nos mesures par eddy-correlation.

- ✓ Signature isotopique ($\delta^{13}\text{C}$) des sources respiratoires de l'écosystème ((Lin and Brookes, 1999) ; (Rochette et al., 1999) ; (Damesin and Lelarge, 2003)). Il est possible de distinguer les différentes sources respiratoires par leur signature isotopique ($\delta^{13}\text{C}$) pour les divers compartiments : feuilles, tiges et racines / sols, sols privé de racines, MO du sol / litières aériennes, plantes C3 ou C4 (Epron et al 2009).
- ✓ Contribution relative de deux sources respiratoires dans un mélange (Dawson et al. 2002). Pour connaître la fraction respirée par deux sources dans un mélange, on applique simplement un modèle de dilution :

$$dt = fa \cdot da + (1 - fa) \cdot db \quad \text{Eq. 12}$$

avec : dt la composition isotopique du mélange ; da et db les compositions isotopiques de deux sources ; fa, la contribution relative de la source 'a', c'est-à-dire l'inconnue de l'équation.

Par exemple, si l'on veut connaître pour le sol la contribution relative des respirations autotrophe (R_{asol}) et hétérotrophe (R_{hsol}) à la respiration du mélange (R_{sol}), on mesure R_{sol} et $\delta^{13}\text{C}_{R_{\text{sol}}}$ sur du sol complet. $\delta^{13}\text{C}_{R_{\text{asol}}}$ et $\delta^{13}\text{C}_{R_{\text{hsol}}}$ sont obtenus par incubation de racines isolées et de sol privé de racines, respectivement. On calcule ensuite fR_{asol} . Quand plus de deux sources sont impliquées, on décompose le problème en plusieurs sous-ensembles de deux sources. Les travaux de la littérature ont été consacrés surtout à séparer la respiration des racines et du sol à l'aide de $\delta^{13}\text{C}$ (Lin et al., 1999, Rochette et al. 1999). Mais cette approche peut être appliquée également à l'échelle de l'écosystème : il faut alors accéder à la composition isotopique de toutes les sources respiratoires combinées ($\delta^{13}\text{C}_{\text{Re}}$).

- ✓ Signature isotopique de la respiration globale de l'écosystème ($\delta^{13}\text{C}_{\text{Re}}$) ((Keeling, 1961) ; Dawson et al. 2002 ; (Pataki et al., 2003)) : le jour, concentration de CO_2 dans l'air ($[\text{CO}_2]_{\text{air}}$) à l'intérieur de la couche limite décroît en raison de la fixation photosynthétique de C et la nuit $[\text{CO}_2]_{\text{air}}$ augmente en raison des apports respiratoires. Or, le CO_2 respiré par les plantes et le sol est appauvri en ^{13}C , il fait donc chuter la composition isotopique de l'air au-dessus de la canopée ($\delta^{13}\text{C}_{\text{air}}$). $\delta^{13}\text{C}_{\text{air}}$ varie au

cours du cycle circadien et dépend (i) de la composition de l'air libre (prise voisine de -8‰), (ii) de l'influence relative de la photosynthèse et (iii) de celle de toutes les sources respiratoires combinées. Keeling (1961) a montré qu'en représentant $\delta^{13}\text{C}$ air en fonction de l'inverse $[\text{CO}_2]_{\text{air}}$, on obtenait une relation linéaire dont l'ordonnée à l'origine représentait la composition isotopique des sources respiratoires combinées de l'écosystème

$$(\delta^{13}\text{C}_{\text{Re}}). \delta^{13}\text{C air} = m \cdot 1/[\text{CO}_2]_{\text{air}} + \delta^{13}\text{C}_{\text{Re}} \quad \text{Eq. 13}$$

L'explication est relativement simple : si l'écosystème ne faisait que respirer, $[\text{CO}_2]_{\text{air}}$ tendrait vers l'infini et $\delta^{13}\text{C}$ air tendrait vers la composition des sources respiratoires uniquement, c'est-à-dire vers $\delta^{13}\text{C}_{\text{Re}}$. Nous pouvons accéder à $\delta^{13}\text{C}_{\text{Re}}$ en réalisant des « Keeling plot », grâce aux analyseurs de $[\text{CO}_2]_{\text{air}}$ et aux prélèvements d'ampoules d'air pour analyse spectrométrique, ou depuis peu grâce aux nouvelles technologies de mesure simultanée de la concentration et de la composition isotopique (TDL, CRDS).

2.3.4 Objectifs scientifiques

2.3.4.1 Séparer les composantes de la respiration de l'écosystème.

Le bilan de C de l'écosystème (NEP) ou la respiration de l'écosystème (R_e) obtenus par eddy-correlation sont des signaux intégrés. A cette échelle, ils ne peuvent suffire à renseigner des modèles mécanistes de fonctionnement de l'écosystème, nécessaires aux efforts de diagnostic ou de simulation de l'impact des changements de modes de gestion sur la durabilité. Pour décrire les processus et renseigner ces modèles, il faut accéder à l'ensemble des flux élémentaires, entrants et sortants. Nous avons déjà modélisé les flux entrants (photosynthèse primaire brute ou GPP) de manière mécaniste. En revanche, la respiration de l'écosystème doit être décomposée par compartiments. La séparation des flux respiratoires requiert la mesure combinée du flux par compartiment, de la signature isotopique de l'air respiré et l'utilisation de modèles de dilution isotopique pour calculer la contribution des différentes sources.

2.3.4.2 Valider les modèles mécanistes de respiration du sol.

Connaissant les pools de MO des plantes et du sol ainsi que les apports de litière et les cinétiques de dégradation des litières (cf. AP 1), il manque la valeur des flux respiratoires pour chaque source pour valider des modèles à compartiment pour le sol.

2.3.4.3 Valider les mesures de flux de C de l'écosystème obtenues par eddy-correlation.

Connaissant la production primaire nette (NPP), il manque la mesure des flux respiratoires autotrophes (R_a) pour valider notre modèle de GPP ($\text{NPP} = \text{GPP} - R_a$). De même, il manque l'évaluation de R_h pour valider nos mesures de NEE ($\text{NEE} = \text{NPP} - R_h$). Toutes ces validations sont accessibles en introduisant l'outil isotopique.

2.3.4.4 Produits (délivrables)

- Modèle de respiration autotrophe (R_a) et de partition des flux respiratoires des plantes
- Modèle de respiration hétérotrophe (R_h) et de partition des flux respiratoires du sol et de la litière aérienne
- Modèle validé de dynamique de la MO du sol
- Modèles couplés de productivité primaire brute (GPP), R_a , R_h et bilan de C de l'écosystème (NEP)
- Outils (modèles) de simulation de l'impact des alternatives de gestion des plantations sur les flux de C du sol et des plantes
- Outils (modèles) de simulation de l'impact des variations climatiques sur les flux de C du sol et des plantes

2.3.4.5 Résultats attendus

- Quantification des flux de C entrants et sortants de l'écosystème
- Quantification des respirations aérienne et souterraine
- Quantification des respirations autotrophe et hétérotrophe
- Carte de la composition isotopique de l'air respiré par les différentes sources de l'écosystème ($\delta^{13}C_R$) et de la résultante à l'échelle de l'écosystème ($\delta^{13}C_{Re}$)
- Validation des mesures de NEE, Re et GPP obtenues par eddy-correlation et de R_{hsol} obtenues par fosses d'exclusion racinaire
- Modèles mécanistes de simulation et prédiction des flux respiratoires en fonction des conditions édapho-hydro-climatiques

2.3.5 Description du travail

2.3.5.1 Evaluation de la respiration autotrophe et hétérotrophe du sol.

Par mesure de $\delta^{13}C$ dans l'air respiré par du sol complet, par des racines isolées et par du sol incubé sans racines on calculera fR_{asol} , le coefficient de partition auto / hétéro-trophe du sol.

$$\delta^{13}C_{Rsol} = fR_{asol} \cdot \delta^{13}C_{Rasol} + (1-fR_{asol}) \cdot \delta^{13}C_{Rhsol}. \quad \text{Eq. 14}$$

Il suffirait ensuite d'injecter fR_{asol} et R_{sol} (connues) dans le système de deux équations à deux inconnues suivant pour déduire finalement R_{asol} et R_{hsol} :

$$R_{sol} = R_{asol} + R_{hsol} \quad \& \quad R_{asol} = fR_{asol} \cdot R_{hsol} / (1 - fR_{asol}) \quad \text{Eq. 15}$$

On utilisera R_{hsol} obtenu par cette méthode pour valider R_{hsol} obtenu par fosses d'exclusion racinaire (Epron et al. 2004). On s'intéressera à la variabilité spatiale (effets de zones d'andainage de litières) et saisonnière de R_{asol} et R_{hsol} .

2.3.5.2 Evaluation de la respiration des compartiment aériens

On veut connaître la contribution des différents compartiments aériens (tronc, branches, feuilles, fruits, litières aériennes) à R_e . Des chambres respiratoires seront construites aux dimensions de ces compartiments. La mesure du flux respiratoire sera réalisée par IRGA ou par CRDS. Des ampoules en verre seront utilisées pour mesurer $\delta^{13}C$ des compartiments, ou mieux, directement par CRDS. On en déduira $\delta^{13}C_{Raérienne}$ pour l'ensemble des compartiments aériens. On s'intéressera à la variabilité saisonnière et éventuellement aussi aux effets des apports de CO_2 par la sève brute.

2.3.5.3 Composition isotopique de la respiration de l'écosystème ($\delta^{13}C_{Re}$) et partition en

flux respiratoires du sous-sol et aérien.

Des « Keeling plots » seront réalisés à partir de mesures au-dessus du couvert sur les tours à flux : variations nocturnes de $[CO_2]$ de l'air et prélèvements simultanés pour analyses de $\delta^{13}C$. Par régression linéaire, on calculera $\delta^{13}C_{Re}$. On déduira la partition de la respiration de l'écosystème entre sous-sol et compartiments aériens de l'équation suivante : $\delta^{13}C_{Re} = fR_{sol} \cdot \delta^{13}C_{R_{sol}} + (1-fR_{sol}) \cdot \delta^{13}C_{R_{aérienne}}$.

2.3.5.4 Séparation des respirations autotrophe (R_a) et hétérotrophe (R_h) de l'écosystème.

Une fois connues les signatures des principales sources respiratoires de l'écosystème ainsi que leur résultante, $\delta^{13}C_{Re}$, on sépare les sources composites par modèles de dilution les flux deux à deux. Enfin on calcule la somme des R_h et la somme des R_a .

2.3.5.5 Modèles et validations

Les modèles de dilution isotopique de sources prises deux à deux permettent de calculer des variables suivantes : R_{hsol} , R_{asol} , $R_{haérien}$, $R_{aaérien}$. Pour le sol et la litière, on peut valider un modèle de dynamique de MOS en ajoutant les informations sur les apports de litière, la vitesse de leur décomposition par type de litière, les différents pools de MO. Pour les plantes, on peut relier la respiration des compartiments à leur taux de croissance relative (RGR), leur composition, leur taux d'N. Nous pouvons également valider nos mesures par eddy-correlation :

$$NEE = NPP - R_h = NPP - (R_{hsol} + R_{haérien})$$

$$GPP = NPP - R_a = NPP - (R_{asol} + R_{aaérien})$$

$$NEE = GPP - R_e = NPP - R_a - R_h$$

Dans ces équations, tous les termes sont obtenus de manière indépendante.

2.4 AXE 3 : Allocation du C entre les sources et les puits

2.4.1 Résumé

L'allocation des assimilats vers les organes puits et leur turnover sont au cœur des débats agronomiques et écologiques sur la production, sur la destinée du C dans les stocks plus ou moins durables (biomasse, MO) et sur la résilience des plantes (face aux variations saisonnières, interannuelles, aux changements climatiques, aux ravageurs). Nous partons de bases expérimentales solides relatives à NPP obtenue par des relations allométriques (NPP_{allo}). Les modèles d'allocation ont été paramétrés jusqu'à présent sans prendre en compte les flux de métabolites primaires (modèles empiriques qui ne décrivent que les variations de biomasse) ou en paramétrant ces flux *a posteriori* et sans preuves expérimentales (modèles source -puits, flux de métabolites «tunés» pour refléter les variations de biomasse). Nous nous proposons de quantifier expérimentalement le flux, la partition et le turnover des métabolites primaires entre les sources (feuilles) et les puits (fruits, méristème apical, tige, racines, réserves, respiration). Le traçage des métabolites est requis : nous aurons recours au marquage isotopique des assimilats puis au suivi de leur allocation vers les puits. La respiration est le principal puits de C de la plante, pourtant elle est le plus souvent retranchée grossièrement en amont des modèles d'allocation : notre approche permettra au contraire de déterminer la nature et la contribution respective des sources métaboliques respirées par chaque puits.

Nous déduirons de cette approche expérimentale les paramètres nécessaires aux modèles d'allocation à base mécaniste. En outre, nous apporterons des arguments expérimentaux aux questions relatives au couplage feuille-régime, au couplage feuilles-racines fines, à la dynamique des réserves.

2.4.2 Etat de l'art

Selon (Lacointe, 2000), quatre types de modèles d'allocation sont développés dans la littérature:

- empiriques ou allométriques
- basés sur des règles de croissance (ex. Eucal-Dendro, Saint-André et al., 2004) ou sur des règles architecturales (ex. AMAP),
- transport-résistifs,
- basés sur des relations sources-puits, proportionnelles ou hiérarchiques

Sur les plantes que nous étudions, nous avons dans un premier temps paramétré des modèles d'allocation empiriques. Les coefficients d'allocation de la biomasse dans chaque puits sont estimés empiriquement, à partir du taux de croissance observé des différents puits. Les principaux avantages des modèles empiriques sont de représenter la réalité de manière fidèle et d'inclure les variations saisonnières ou inter-annuelles éventuelles.

Leurs inconvénients :

- ils sont basés sur la croissance observée des organes et ne peuvent répondre aux questions fonctionnelles (relations entre les organes) ex : un régime est-il ou non alimenté par plusieurs feuilles ? La croissance racinaire est-elle liée à l'assimilation foliaire récente ?
- ils ne sont pas basés sur des mécanismes et utilisent des hypothèses pratiques mais non-réalistes : ils ignorent le rôle des métabolites primaires, leur trajet, leur allocation. Ils retranchent la respiration grossièrement en amont (à la source) et non pas pour chaque organe.

- ils ne sont utilisables que pour de la prédiction dans les conditions qui ont prévalu à leur paramétrage

Dans un deuxième temps, des modèles source:puits plus raffinés ont été construits. Ils peuvent utiliser la notion de compartiment de métabolites, voire la dynamique observée des concentrations de métabolites par organe (Mialet-Serra et al., 2005). En revanche, les flux de métabolites entre compartiments, les coefficients d'allocation et les turnover sont non pas mesurés mais calibrés *a posteriori*. La plupart des questions fonctionnelles leur échappent également.

Notre choix est de construire des modèles source:puits mécanistes en déterminant expérimentalement les flux, les coefficients d'allocation et le turnover.

2.4.3 Objectifs scientifiques

2.4.3.1 Utilisation des isotopes stables pour le paramétrage des modèles source:puits

Toutes les molécules sont continuellement néo-synthétisées, transportées et transformées. Les événements tels que transport, distribution, accumulation, synthèse et dégradation sont très difficiles à mettre en évidence et à analyser. Par marquage avec des isotopes stables tel que $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, il est possible de renseigner les paramètres fonctionnels de flux et d'allocation des métabolites carbonés entre les organes et de turnover à l'intérieur des organes par traçage entre les sources et les puits (Morot-Gaudry et al., 1995). Il est possible également de connaître pour chaque organe les sources du principal puits de la plante, la respiration. Ces techniques sans danger (contrairement au ^{14}C) et transposables sur le terrain permettent d'avoir accès aux processus d'allocation. Cette étape est déterminante pour notre effort de modélisation.

2.4.3.1.1 Marquage au $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$: suivi du devenir du carbone assimilé

Le marquage isotopique permet de suivre un élément tel que le C dans un système biologique formé de compartiments et d'évaluer les flux de produits échangés entre organes ou entre compartiments métaboliques. Le marquage par isotopes permet d'atteindre des compartiments de grande taille qui nécessitent des temps parfois très longs de remplissage (Morot-Gaudry et al., 1995). La méthode est transposable sur plantes de grande taille voire sur arbres entiers (Plain et al., 2009 ; Marron et al., 2009 ; Projet ANR-CATS). Le marquage au ^{13}C a été utilisé pour de très diverses applications :

- allocation des métabolites vers les puits par des branches d'ombre et de lumière du noyer (Lacointe et al., 2004)

- remplissage des grains, (Cliquet et al., 1990)

- allocation d'assimilats vers les régimes, le méristème apical et les racines (Maillard et al., 1995)

- origine métabolique du C respiré par les feuilles (Noguès et al. 2004)

Nous proposons l'adaptation de cette technique : marquage sur feuilles ou sur plante entière, traçage de la destinée des métabolites dans les puits et dans le CO_2 respiré. Calcul des paramètres de flux, d'allocation et de turnover des métabolites primaires. Identification des métabolites respirés dans chaque organe. Identification du rang d'acquisition de l'autotrophie. Description de la nature du couplage feuille-régime et feuilles-racines.

On définit des paramètres de teneur et de répartition des isotopes en conditions de marquage :

- l'abondance isotopique (A%) qui est le pourcentage de l'isotope lourd sur la totalité des isotopes du même

élément

- l'excès isotopique ($A\%$ excès) qui est la différence d'abondance entre l'échantillon traité et l'échantillon témoin, un témoin est nécessaire quand on marque à des niveaux proches de l'abondance naturelle
- le taux de marquage d'un compartiment (RSA, ou Relative Specific Allocation) qui représente la proportion d'atomes incorporés pendant le marquage
- le pourcentage de distribution (%P) qui exprime la répartition dans la plante de l'isotope introduit par le marquage

Il est possible de marquer le CO_2 assimilé à coût modéré (bouteilles de gaz industrielles enrichies en ^{12}C), (Deléens et al., 1983), Noguès et al. (2004), puis de suivre la destinée des métabolites marqués entre les organes puits, y compris la respiration (« Chasse » ou suivi dans le temps du trajet et de la concentration des métabolites dans les organes ou dans la respiration). Des cinétiques de respiration de C marqué remarquablement régulières et avec un pic bien défini ont été obtenues par la méthode TDL (Séminaire Isotopes, Nancy 2009) après marquage d'arbres entiers, ce qui nous indique qu'en absence de TDL ou de CRDS disponible sur le terrain, une simple collection de prélèvements de gaz correctement répartis le long du pic devrait être suffisante en principe pour reconstruire celui-ci, ce qui correspond en fait à l'ancienne méthode par spectrométrie off-line.

Il faut combiner les mesures étalées dans le temps de l'abondance isotopique des compartiments avec des dosages biochimiques (séparation par HPLC + dosage colorimétrique), ceci afin de faire coïncider les sorties du modèle de décroissance avec l'évolution réellement enregistrée des concentrations des compartiments. On a tout intérêt également à mesurer dans le temps l'abondance isotopique de la MO totale par organe¹¹, afin d'être renseigné non seulement sur l'allocation des métabolites mobiles mais sur l'ensemble des composés, y compris structuraux. Ces suivis étalés dans le temps peuvent mettre en évidence non seulement des stockages, mais aussi des remobilisations (diminution ponctuelle de l'abondance du compartiment saccharose), ou des remaniements (augmentation ponctuelle sans nouveau marquage). Des exemples de ces phénomènes ont été rapportés par (Pernollet et al., 1986) et Cliquet et al. (1990).

2.4.3.1.2 *Etablissement d'une cartographie isotopique des arbres en abondance naturelle*

Nous envisageons d'utiliser l'abondance naturelle comme moyen d'établir la carte de l'abondance isotopique naturelle, témoin nécessaire pour les calculs d'excès isotopique, de RSA de %P et de tous les paramètres de flux, d'allocation et de turnover des arbres marqués. En outre cette carte en abondance naturelle permettra de connaître la composition de la MO totale par organe et l'abondance isotopique des substrats respirables, utiles pour le couplage avec l'AP2-Respiration.

La composition isotopique d'un produit peut révéler la contribution relative de ses sources (cf Isotope Mixing Models, Dawson et al., 2002). Une condition veut que les sources aient des signatures isotopiques bien différenciées. Damesin et Lelarge (2003) montrent qu'il existe chez le Hêtre des différences de signature isotopique ($\delta^{13}C$) élevées (jusqu'à 4 pour mille) entre différents organes et composés biochimiques (bourgeon, jeune feuille, feuille, tige, amidon, saccharose) et à différents âges de ces organes (bourgeon, feuilles et tiges à différents stades).

¹¹ La composition isotopique de la MO peut être mesurée soit en IRMS classique, soit, après combustion, en CRDS

L'existence de ces différences naturelles de composition dans la plante ouvre donc des perspectives d'application en matière de traçage des sources de C entre organes (Gleixner et al., 1998). (Arndt and Wanek, 2002) utilisent chez des plantes pérennes l'évolution saisonnière de la signature isotopique de la source ($\delta^{13}\text{C}$ des sucres de la sève élaborée foliaire), induite dans leur étude par un stress hydrique. Ils démontrent la possibilité de corrélérer l'évolution saisonnière du $\delta^{13}\text{C}$ des puits (racines, tiges, branches, nodosités, feuille) avec $\delta^{13}\text{C}$ des sucres de la sève élaborée foliaire. La pente des corrélations indique la proportion de C incorporé dans la biomasse du puits par rapport à la quantité de C initiale.

La connaissance de la composition en ^{12}C et ^{13}C de la MO dans les différents organes de la plante est nécessaire pour savoir sur quelle base isotopique se fait le marquage. Elle intègre les processus de fractionnement (respiration, circulation des produits etc.). La cartographie en abondance naturelle nous permettra de voir s'il existe des gradients de $\delta^{13}\text{C}$ importants entre les organes, s'ils varient en fonction de l'âge de l'organe. On pourra en déduire si des perspectives sont ouvertes pour du traçage en conditions d'abondance naturelle, en particulier si la méthode d'Arndt et al., (2002) est réalisable.

2.4.3.2 Produits (délivrables)

- Modèle source:puits d'allocation des assimilats à base mécaniste et paramétré en fonction de mesures de flux, d'allocation et de turnover.

- Etude de faisabilité de la méthode isotopique en abondance naturelle pour des applications futures (traçage intra-plante et efficacité d'utilisation de l'eau)

2.4.3.3 Résultats attendus

- Mesures expérimentales au champ de la partition des métabolites de la feuille aux puits
- Jeu de données expérimentales complet pour le paramétrage d'un modèle d'allocation source:puits
- Démonstration expérimentale de la nature du couplage métabolique entre feuille fruites (café) ou feuille et racines fines
- Démonstration expérimentale des phases d'acquisition de l'autotrophie des jeunes feuilles

2.4.4 Description du travail

2.4.4.1 Etude de l'allocation du C après marquage

Marquage : L'expérimentation se fait en marquant (bouteille CO_2 industriel, à -50‰) sur une portion de feuille par arbre ou sur arbres entier (ex. projet ANR CATS) les produits de la photosynthèse. On mettra d'abord au point la durée de marquage. Puis on mesurera la photosynthèse pendant le marquage (pour connaître la quantité de C marqué qui est assimilé) et la discrimination liée à la photosynthèse (ballon d'entrée et de sortie de chambre pour connaître la signature isotopique du carbone assimilé pendant le marquage).

Chase : On suit l'évolution du signal au cours du temps dans les organes puits : feuille, régimes, autres feuilles, méristème, stipe, racines. On doit mesurer l'abondance isotopique de tous les compartiments métaboliques à turnover rapide, (pour être le plus proche possible de l'équilibre isotopique) : c'est-à-dire les sucres (glucose, fructose, saccharose), l'amidon et les lipides. On mesure aussi l'abondance isotopique de la MO totale. Les métabolites sont extraits des prélèvements effectués sur le terrain par HPLC pour les sucres solubles et par

extraction à l'HCl pour l'amidon. Les fractions de chaque prélèvement sont passées au spectromètre de masse (IRMS) par l'intermédiaire d'un analyseur élémentaire pour mesurer leur rapport isotopique et leur %C, ou après combustion, dans un CRDS. Le puits principal pour le C assimilé est certainement la respiration. On mesure l'intensité de la respiration des organes (cf. AP2-Respiration). On mesure aussi l'abondance isotopique du CO₂ respiré par les différents organes de la plante, celui de la MO et celui des métabolites respirables de la MO, ce qui renseigne sur l'origine métabolique du C respiré (Ghashghaie et al., 2001 ; Noguès et al., 2004).

On calcule à chaque date de prélèvement le taux de marquage des compartiment (RSA, ou Relative Specific Allocation) et le pourcentage de distribution des isotopes introduits (%P). On aura finalement les biomasses des compartiments, les concentrations des compartiments en métabolites, les flux de métabolites entre compartiments, les coefficients d'allocation entre compartiments et le turnover des compartiments (ex. dans Lacoine et al., 2004).

Témoin : des arbres témoins non marqués permettront de connaître l'abondance isotopique sans marquage et de calculer l'excès isotopique des plantes marquées. Ces mêmes témoins seront utilisés pour la seconde expérience du AP3-Allocation

Traitements imposés

Les différents traitements correspondent à différents rangs de feuilles à marquer (mais une feuille par arbre à chaque fois). Ce traitement permettra de préciser la nature du couplage en feuille et fruits, pour différents rameaux (cas du café).

Applications spécifiques

- Couplage feuilles-fruits(s), cf. § ci-dessus
- Couplage feuilles-racines fines : les racines fines seront suivies en rhizotrons ou en minirhizotrons placés sur arbres adultes. On mesurera leur croissance et l'évolution de leur excès isotopique

Articulation avec AP1-Litières: nous profiterons du marquage au CO₂ des feuilles pour faire des litières doublement marquées (C/N), dont nous étudierons ensuite la cinétique de décomposition dans le sol

2.4.4.1.1 Carte-plante de $\delta^{13}C$ de la MO et des métabolites respirables (en abondance naturelle)

En abondance naturelle cette fois, on fait l'inventaire des $\delta^{13}C$ de la MO des différents organes ainsi que des substrats respirables, donc glucose, fructose, saccharose, lipides, amidon). Ces derniers seront également dosés (HPLC + Chromatographie, ou HCl)

Applications spécifiques

- Cette carte fournira le témoin nécessaire pour calculer l'excès isotopique de l'expérience de marquage
- Passage de l'hétérotrophie à l'autotrophie chez les feuilles : l'acquisition de l'autotrophie de la feuille après l'émergence est marquée en abondance naturelle par des métabolites primaires montrant une composition isotopique voisine du $\delta^{13}C$ des assimilats (on déduira cette valeur de la mesure de discrimination par la feuille).

- Etude de faisabilité d'applications future en abondance naturelle : applications possibles pour le traçage intra-plante ou pour l'étude de l'efficacité d'utilisation de l'eau en fonction des génotypes et des saisons (ex. Damesin et al., 1997 ; Rousard et al., 1998 ; projet ATP-Plasticité en cours sur pin, eucalyptus et café)

Articulation avec l'AP2-Respiration : la carte de $\delta^{13}C$ des substrats respirables sera mise en regard de la carte $\delta^{13}C$ de l'air effectivement respiré par les organes

2.4.4.2 Modèle d'allocation source:puits à base mécaniste

On accède à la masse de l'élément pour chaque compartiment (Q en g), au flux entre compartiments (J en g jour⁻¹), au turnover de l'élément (k en jour⁻¹) :

$$J = kQ \quad \text{Eq. 16}$$

Le temps de renouvellement de l'élément dans un compartiment (T) est le temps nécessaire pour que tous les éléments d'un compartiment aient été remplacés ($T = Q/J$ en jour) et l'inverse est le turnover, k .

L'« analyse compartimentale » consiste à suivre la concentration et l'abondance isotopique dans les compartiments puits. Elle permet d'évaluer le nombre, la taille et les paramètres cinétiques de chaque compartiment impliqué (Lacointe et al., 2004).

Ajustement des cinétiques à des fonctions exponentielles : une fois le premier compartiment marqué avec un apport connu de marqueur, son abondance isotopique décroît exponentiellement dans le temps, tout en augmentant dans les autres compartiments en aval, en fonction de leur taille, Q et du turnover k ou du flux, J .

Modélisation des flux : la cinétique de décroissance du premier puits est modélisable par une somme d'exponentielles représentatives de la décroissance dans les compartiments aval (Rocher et Prioul, 1987).

Validation : l'étape la plus difficile, mais aussi la plus fructueuse est la détermination d'un arrangement de compartiments compatibles avec les connaissances physiologiques. Ce choix est grandement facilité si l'on mesure à la fois les cinétiques des métabolites (isotopie) et leur concentration par organe (HPLC+Chromatographie). Une vérification de la validité du modèle peut être réalisée par une comparaison de la taille simulée des compartiments avec les valeurs mesurées (Rocher et al., 1994).

3 Bibliographie

- Agren, G.I., Bosatta, E., Magill, A.H., 2001. Combining theory and experiment to understand effects of inorganic nitrogen on litter decomposition. *Oecologia* 128, 94-98.
- Amthor, J.S., Baldocchi, D.D., 2001. Terrestrial higher plant respiration and net primary production. In: Roy, J., Saugier, B., Mooney, H.A. (Eds.), *Terrestrial global productivity*. Academic Press, San Diego, pp. 33-59.
- Arndt, S.K., Wanek, W., 2002. Use of decreasing foliar carbon isotope discrimination during water limitation as a carbon tracer to study whole carbon allocation. *Plant Cell and Environment* 25, 609-616.
- Ataroff, M., Monasterio, M., 1997. Soil erosion under different management of coffee plantations in the Venezuelan Andes. *Soil Technology* 11, 95-108.
- Bahn, M., Reichstein, M., Davidson, E.A., Grünzweig, J., Jung, M., Carbone, M.S., Epron, D., Misson, L., Nouvellon, Y., Rouspard, O., Savage, K., Trumbore, S.E., Gimeno, C., Curiel Yuste, J., Tang, J., Vargas, R., Janssens, I.A., 2010. Soil respiration at mean annual temperature predicts annual total across vegetation types and biomes. *Biogeosciences* 6, 11501-11520.
- Bauerle, W.L., Bowden, J.D., Wang, G.G., Shahba, M.A., 2009. Exploring the importance of within-canopy spatial temperature variation on transpiration predictions. *Journal of Experimental Botany* 60, 3665-3676.
- Beer, C., Ciais, P., Reichstein, M., Baldocchi, D., Law, B.E., Papale, D., Soussana, J.F., Ammann, C., Buchmann, N., Frank, D., Gianelle, D., Janssens, I.A., Knohl, A., Kostner, B., Moors, E., Rouspard, O., Verbeeck, H., Vesala, T., Williams, C.A., Wohlfahrt, G., 2009. Temporal and among-site variability of inherent water use efficiency at the ecosystem level. *Global Biogeochemical Cycles* 23, GB2018.
- Beer, C., Reichstein, M., Tomelleri, E., Ciais, P., Jung, M., Carvalhais, N., Rodenbeck, C., Arain, M.A., Baldocchi, D., Bonan, G.B., Bondeau, A., Cescatti, A., Lasslop, G., Lindroth, A., Lomas, M., Luyssaert, S., Margolis, H., Oleson, K.W., Rouspard, O., Veenendaal, E., Viovy, N., Williams, C., Woodward, F.I., Papale, D., 2010. Terrestrial Gross Carbon Dioxide Uptake: Global Distribution and Covariation with Climate. *Science* 329, 834-838.
- Beer, J., Harvey, C., Muhammad, I., Harmand, J.M., Somarriba, E., Jimenez, F., 2003. Environmental services of agroforestry systems. *Agroforesteria en las Americas* 10, 80-87.
- Binkley, D., Stape, J.L., Bauerle, W.L., Ryan, M.G., 2010. Explaining growth of individual trees: Light interception and efficiency of light use by Eucalyptus at four sites in Brazil. *Forest Ecology and Management* 259, 1704-1713.
- Bonal, D., Atger, C., Barigah, S.T., Ferhi, A., Guehl, J.-M., Ferry, B., 2000a. Water acquisition pattern of two wet tropical canopy tree species of French Guiana as inferred from H₂O₁₈ extraction profiles. *Ann. For. Sci.* 57, 717-724.
- Bonal, D., Sabatier, S., Montpied, P., Tremeaux, D., Guehl, J.-M., 2000b. Interspecific variability of delta C-13 among trees in rainforests of French Guiana: functional groups and canopy integration. *Oecologia* 124, 454-468.
- Bouillet, J.P., Laclau, J.P., Goncalves, J.L.M., Moreira, M., Trivelin, P.C.O., Jourdan, C., Silva, E.V., Piccolo, M.C., Tsai, S.M., Galiana, A., 2008. Mixed-species plantations of *Acacia mangium* and *Eucalyptus grandis* in Brazil - 2: Nitrogen accumulation in the stands and biological N₂ fixation. *Forest Ecology and Management* 255, 3918-3930.
- Caner, L., Zeller, B., Dambrine, E., Ponge, J.F., M., C., C., L., 2004. Origin of the nitrogen assimilated by soil fauna living in decomposing beech litter. *Soil Biology & Biochemistry* 36, 1861-1872.
- Cannavo, P., Sansoulet, J., Siles, P., Harmand, J.M., Dreyer, E., Vaast, P., 2010. Estimation of water use and modelling water balance in a coffee (*Coffea Arabica* L.) plantation shaded with *Inga densiflora* in Costa Rica. In prep.
- Cassman, K.G., 1999. Ecological intensification of cereal production systems: Yield potential, soil quality, and precision agriculture. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96, 5952-5959.
- Ceulemans, R.J., Saugier, B., 1991. Photosynthesis. In: Raghavendra (Ed.), *Physiology of trees*. Wiley and Sons.
- Chantuma, P., Lacoïnte, A., Kasemsap, P., Thanisawanyangkura, S., Gohet, E., Clement, A., Guilliot, A., Ameglio, T., Thaler, P., 2009. Carbohydrate storage in wood and bark of rubber trees submitted to different level of C demand induced by latex tapping. *Tree Physiology* 29, 1021-1031.

- Charbonnier, F., 2013 (In prep.). Net Primary Productivity of a coffee-based agroforestry system in Costa Rica., PhD. Ecole doctorale RP2E. Université de Nancy I.
- Cliquet, J.B., Deleens, E., Bousser, A., Martin, M., Lescure, J.C., Prioul, J.L., Mariotti, A., Morot-Gaudry, J.-F., 1990. Estimation of carbon and nitrogen allocation during stalk elongation by ^{13}C and ^{15}N tracing in *Zea mays*. *Plant Physiol.* 92, 79-87.
- Comins, H.N., McMurtrie, R.E., 1993. Long-Term Response of Nutrient-Limited Forests to CO_2 Enrichment - Equilibrium Behavior of Plant-Soil Models. *Ecological Applications* 3, 666-681.
- Costanza, R., d'Arge, R., deGroot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., Oneill, R.V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P., vandenBelt, M., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387, 253-260.
- d'Annunzio, R., Conche, S., Landais, D., Saint-Andre, L., Joffre, R., Barthes, B.G., 2008a. Pairwise comparison of soil organic particle-size distributions in native savannas and Eucalyptus plantations in Congo. *Forest Ecology and Management* 255, 1050-1056.
- d'Annunzio, R., Zeller, B., Nicolas, M., Dhote, J.F., Saint-Andre, L., 2008b. Decomposition of European beech (*Fagus sylvatica*) litter: Combining quality theory and N-15 labelling experiments. *Soil Biology & Biochemistry* 40, 322-333.
- Damesin, C., Lelarge, C., 2003. Carbon isotope composition of current-year shoots from *Fagus sylvatica* in relation to growth, respiration and use of reserves. *Plant, Cell and Environment* 26, 207-219.
- Damesin, C., Rambal, S., Joffre, R., 1997. Between-tree variations in leaf $\delta^{13}\text{C}$ of *Quercus pubescens* and *Quercus ilex* among Mediterranean habitats with different water availability. *Oecologia* 111, 26-35.
- Dauzat, J., Rapidel, B., Berger, A., 2001. Simulation of leaf transpiration and sap flow in virtual plants: model description and application to a coffee plantation in Costa Rica. *Agric. For. Meteorol.* 109, 143-160.
- Dawson, T.E., 1993. Hydraulic lift and water use by plant: implications for water balance and plant-plant interaction. *Oecologia* 95, 565-574.
- Dawson, T.E., Mambelli, S., Plamboeck, A.H., Templer, P.H., Tu, K.P., 2002. Stable isotopes in plant ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33: 507-559.
- de Coligny, F., Ancelin, P., Cornu, G., Courbaud, B., Dreyfus, P., Goreaud, F., Gourlet-Fleury, S., Meredieu, C., Saint-André, L., 2003. Capsis: Computer-Aided Projection for Strategies in Silviculture: Advantages of a shared forest-modelling platform. In: Amaro A., R.D., Soares P. (Ed.), *Modelling Forest Systems*. Cabi Publishing, Wallingford, UK, pp. 319-323.
- de Pury, D.G.G., Farquhar, G.D., 1997. Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies without the errors of big-leaf models. *Plant Cell and Environment* 20, 537-557.
- Deléens, E., Cliquet, J.B., Prioul, J.L., 1994. Using ^{13}C and ^{15}N plant label near natural abundance for monitoring carbon and nitrogen partitioning. *Australian Journal of Plant Physiology* 21.
- Deléens, E., Pavlides, D., Queiroz, O., 1983. Application du marquage isotopique naturel par le ^{13}C à la mesure du renouvellement de la matière foliaire chez les plantes en C_3 . *Physiol. Veg.* 21, 723-729.
- Deveau, A., 2003. Etude de la photosynthèse du cocotier : paramétrage du modèle de Farquhar à l'aide de mesures à l'échelle foliaire. Modélisation de la photosynthèse à l'échelle de la canopée. Magistère Inter-Universitaire Paris VI, VII, Sud, ENS-Biochimie, p. 20 pp + annexes.
- Dufrêne, E., 1989. Photosynthèse, consommation en eau et modélisation de la production chez le palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.). PhD Thesis. Université de Paris-Sud, Centre d'Orsay, Orsay (France), p. 156.
- Dufrêne, E., Davi, H., Francois, C., Maire, G.I., Dantec, V.L., Granier, A., 2005. Modelling carbon and water cycles in a beech forest: Part I: Model description and uncertainty analysis on modelled NEE. *Ecological Modelling* 185, 407-436.
- Dupraz, C., Liagre, F., 2008. Agroforesterie : des arbres et des cultures. France Agricole.
- Epron, D., Le Dantec, V., Dufrêne, E., Granier, A., 2001. Seasonal dynamics of soil carbon dioxide efflux and simulated rhizosphere respiration in a beech forest. *Tree Physiology* 21, 145-152.
- Epron, D., Marsden, C., M'Bou, A.T., Saint-Andre, L., d'Annunzio, R., Nouvellon, Y., 2009. Soil carbon dynamics following afforestation of a tropical savannah with Eucalyptus in Congo. *Plant and Soil* 323, 309-322.
- Epron, D., Nouvellon, Y., Rouspard, O., Mouvondy, W., Mabiala, A., Saint-Andre, L., Joffre, R., Jourdan, C., Bonnefond, J.M., Berbigier, P., Hamel, O., 2004. Spatial and temporal variations of soil respiration in a Eucalyptus plantation in Congo. *Forest Ecology and Management* 202, 149-160.

- Farquhar, G., Richards, R., 1984. Isotopic Composition of Plant Carbon Correlates With Water-Use Efficiency of Wheat Genotypes
doi:10.1071/PP9840539. *Funct. Plant Biol.* 11, 539-552.
- Farquhar, G.D., Ehleringer, J.R., Hubick, K.T., 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology Plant Molecular Biology* 40, 503-537.
- Farquhar, G.D., Von Caemmerer, S., Berry, J.A., 1980. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta* 149, 78-90.
- Fisher, J.B., Malhi, Y., Bonal, D., Da Rocha, H.R., De Araujo, A.C., Gamo, M., Goulden, M.L., Hirano, T., Huete, A.R., Kondo, H., Kumagai, T., Loescher, H.W., Miller, S., Nobre, A.D., Nouvellon, Y., Oberbauer, S.F., Panuthai, S., Rouspard, O., Saleska, S., Tanaka, K., Tanaka, N., Tu, K.P., Von Randow, C., 2009. The land-atmosphere water flux in the tropics. *Global Change Biology* 15, 2694-2714.
- FLUXNET, 2008. <http://daac.ornl.gov/FLUXNET/>.
- Franck, N., Vaast, P., 2009. Limitation of coffee leaf photosynthesis by stomatal conductance and light availability under different shade levels. *Trees-Structure and Function* 23, 761-769.
- Franck, N., Vaast, P., Genard, M., Dauzat, J., 2006. Soluble sugars mediate sink feedback down-regulation of leaf photosynthesis in field-grown *Coffea arabica*. *Tree Physiology* 26, 517-525.
- Gaastra, P., 1959. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance. *Mede Lanbouwhogeschool. Wageningen* 59, 1-68.
- Genard, M., Dauzat, J., Franck, N., Lescourret, F., Moitrier, N., Vaast, P., Vercambre, G., 2008. Carbon allocation in fruit trees: from theory to modelling. *Trees-Structure and Function* 22, 269-282.
- Genty, B., Briantais, J.M., Baker, N.R., 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica Biophysica acta* 900, 87-92.
- Ghashghaie, J., Duranceau, M., Badeck, F.W., Cornic, G., Adeline, M.T., Deleens, E., 2001. $\delta^{13}\text{C}$ of CO₂ respired in the dark in relation to $\delta^{13}\text{C}$ of leaf metabolites: comparison between *Nicotiana glauca* and *Helianthus annuus* under drought. *Plant, Cell and Environment* 24, 505-515.
- Gleixner, G., Scrimgeour, C.M., Schmidt, H.-L., Viola, R., 1998. Stable isotope distribution in the major metabolites of source and sink organs of *Solanum tuberosum* L., a powerful tool in the study of metabolite partitioning in intact plants. *Planta* 207, 241-245.
- Goel, N.S., Strebel, D.E., 1984. Simple Beta distribution representation of leaf orientation in vegetation canopies. *Agron. J.* 76, 800-802.
- Gómez-Delgado, F., 2010. Hydrological, ecophysiological and sediment processes in a coffee agroforestry basin: combining experimental and modelling methods to assess hydrological environmental services. PhD thesis, spécialité "Eaux Continentales et Société"; Centre International d'Etudes Supérieures en Sciences Agronomiques (Montpellier SUPAGRO); Ecole doctorale "Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences, Hydrosociétés, Environnement (SIBAGHE)". p. 249.
- Gomez-Delgado, F., Rouspard, O., le Maire, G., Taugourdeau, S., Perez, A., van Oijen, M., Vaast, P., Rapidel, B., Harmand, J.M., Voltz, M., Bonnefond, J.M., Imbach, P., Moussa, R., 2011. Modelling the hydrological behaviour of a coffee agroforestry basin in Costa Rica. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 15, 369-392.
- Gómez-Delgado, F., Rouspard, O., Moussa, R., Van Oijen, M., Vaast, P., Rapidel, B., Perez, A., Harmand, J.-M., Voltz, M., Le Maire, G., Imbach, P., Bonnefond, J.M., Taugourdeau, S., 2010. Modelling the hydrological behaviour of a coffee agroforestry basin in Costa Rica. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* accepted, under revision.
- Grace, J., Malhi, Y., Higuchi, N., Meir, P., 2001. Productivity of tropical rain forests. *Terrestrial Global Productivity*. Academic Press, pp. 401-425.
- Granier, A., Breda, N., Biron, P., Villette, C., 1999. A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. *Ecol. Model.* 116, 269-283.
- Graves, A.R., Burgess, P.J., Palma, J., Keesman, K.J., van der Werf, W., Dupraz, C., van Keulen, H., Herzog, F., Mayus, M., 2010. Implementation and calibration of the parameter-sparse Yield-SAFE model to predict production and land equivalent ratio in mixed tree and crop systems under two contrasting production situations in Europe. *Ecological Modelling* 221, 1744-1756.
- Griffon, M., 2006. Nourrir la planète. Odile Jacob Sciences.
- Hamel, O., Rouspard, O., Nouvellon, Y., Jourdan, C., Saint-André, L., Joffre, R., Bonnefond, J.M., Berbigier, P., Irvine, M., Epron, D., Navarro, M., Feller, C., Bouillet, J., 2004. Séminaire CO₂ -Carbone / restitution de l'ATP-Carbone. In: CIRAD-Montpellier, -n.C.e.C.C., IFR-Ecosystem éditeurs. (Ed.), Séminaire CO₂ -

Carbone / restitution de l'ATP-Carbone. CD CIRAD.

- Hergoualc'h, K., Skiba, U., Harmand, J.M., Henault, C., 2008. Fluxes of greenhouse gases from Andosols under coffee in monoculture or shaded by *Inga densiflora* in Costa Rica. *Biogeochemistry* 89, 329-345.
- Imbach, P., Molina, L., Locatelli, B., Neilson, R.P., Rouspard, O., Ciais, P., Mahe, G., 2011. Modeling potential equilibrium states of vegetation and terrestrial water cycle of Mesoamerica under climate change scenarios. Accepted September 2011. *Journal of Hydrometeorology*. Accepted Nov. 2011.
- Imbach, P., Molina, L., Locatelli, B., Rouspard, O., Ciais, P., Corrales, L., Mahe, G., 2010. Climatology-based regional modelling of potential vegetation and average annual long-term runoff for Mesoamerica. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 7, 1801-1817.
- Joffre, R., Agren, G.I., Gillon, D., Bosatta, E., 2001. Organic matter quality in ecological studies: theory meets experiment. *Oikos* 93, 451-458.
- Joffre, R., Gillon, D., Dardenne, P., Agneessens, R., Biston, R., 1992. The use of near-infrared reflectance spectroscopy in litter decomposition studies. *Ann. For. Sci.* 49, 481-488.
- Jourdan, C., Rey, H., 1997a. Architecture and development of the oil-palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) root system. *Plant and Soil* 189, p.33-48.
- Jourdan, C., Rey, H., 1997b. Architecture and development of the oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) root system. *Plant and Soil* 189, 33-48.
- Jourdan, C., Silva, E.V., Goncalves, J.L.M., Ranger, J., Moreira, R.M., Laclau, J.P., 2008. Fine root production and turnover in Brazilian Eucalyptus plantations under contrasting nitrogen fertilization regimes. *Forest Ecology and Management* 256, 396-404.
- Jung, M., Reichstein, M., Ciais, P., Seneviratne, S.I., Sheffield, J., Goulden, M.L., Bonan, G., Cescatti, A., Chen, J.Q., de Jeu, R., Dolman, A.J., Eugster, W., Gerten, D., Gianelle, D., Gobron, N., Heinke, J., Kimball, J., Law, B.E., Montagnani, L., Mu, Q.Z., Mueller, B., Oleson, K., Papale, D., Richardson, A.D., Rouspard, O., Running, S., Tomelleri, E., Viovy, N., Weber, U., Williams, C., Wood, E., Zaehle, S., Zhang, K., 2010. Recent decline in the global land evapotranspiration trend due to limited moisture supply. *Nature* 467, 951-954.
- Keating, B.A., Carberry, P.S., Hammer, G.L., Probert, M.E., Robertson, M.J., Holzworth, D., Huth, N.I., Hargreaves, J.N.G., Meinke, H., Hochman, Z., McLean, G., Verburg, K., Snow, V., Dimes, J.P., Silburn, M., Wang, E., Brown, S., Bristow, K.L., Asseng, S., Chapman, S., McCown, R.L., Freebairn, D.M., Smith, C.J., 2003. An overview of APSIM, a model designed for farming systems simulation. *European Journal of Agronomy* 18, 267-288.
- Keeling, C.D., 1961. The concentration and isotopic abundances of atmospheric carbon dioxide in rural areas. *Geochim. Cosmochim. Acta.* 24, 277-298.
- Krinner, G., Viovy, N., de Noblet-Ducoudre, N., Ogee, J., Polcher, J., Friedlingstein, P., Ciais, P., Sitch, S., Prentice, I.C., 2005. A dynamic global vegetation model for studies of the coupled atmosphere-biosphere system. *Global Biogeochemical Cycles* 19.
- Laclau, J.-P., Bouillet, J.-P., Ranger, J., Joffre, R., Gouma, R., Saya, A., 2001. Dynamics of nutrient translocation in stemwood across an age series of a Eucalyptus hybrid. *Annals of Botany* 88, 1079-1092.
- Laclau, J.P., Almeida, J.C.R., Goncalves, J.L.M., Saint-Andre, L., Ventura, M., Ranger, J., Moreira, R.M., Nouvellon, Y., 2009. Influence of nitrogen and potassium fertilization on leaf lifespan and allocation of above-ground growth in Eucalyptus plantations. *Tree Physiology* 29, 111-124.
- Laclau, J.P., Bouillet, J.P., Ranger, J., 2000. Dynamics of biomass and nutrient accumulation in a clonal plantation of Eucalyptus in Congo. *For. Ecol. and Manage.* 128, 181-196.
- Laclau, J.P., Ranger, J., Deleporte, P., Nouvellon, Y., Saint-Andre, L., Marlet, S., Bouillet, J.P., 2005. Nutrient cycling in a clonal stand of Eucalyptus and an adjacent savanna ecosystem in Congo 3. Input-output budgets and consequences for the sustainability of the plantations. *Forest Ecology and Management* 210, 375-391.
- Lacointe, A., Deléens, E., Ameglio, T., Saint Joanis, B., Lelarge, C., Vandame, M., Song, G.C., Daudet, F.A., 2004. Testing the branch autonomy theory: a $^{13}\text{C}/^{14}\text{C}$ double-labelling experiment on differentially shaded branches. *Plant Cell and Environment* 27, 1159-1168.
- Lamade, E., Setiyo, I.E., Girard, S., Ghashghaie, J., 2009. Changes in C-13/C-12 of oil palm leaves to understand carbon use during their passage from heterotrophy to autotrophy. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 23, 2586-2596.

- Lasslop, G., Reichstein, M., Papale, D., Richardson, A.D., Arneth, A., Barr, A., Stoy, P., Wohlfahrt, G., 2010. Separation of net ecosystem exchange into assimilation and respiration using a light response curve approach: critical issues and global evaluation. *Global Change Biology* 16, 187-208.
- Le Dantec, V., 2000. Modélisation des échanges carbonés et hydriques dans un écosystème forestier : un modèle couplé sol-plante. Thèse de doctorat. Université de Paris XI-Orsay, p. 177 pp.
- Lin, Q., Brookes, P.C., 1999. An evaluation of the substrate-induced respiration method. *Soil Biology & Biochemistry* 31, 1969-1983.
- Luyssaert, S., Inglima, I., Jung, M., Richardson, A.D., Reichsteins, M., Papale, D., Piao, S.L., Schulzes, E.D., Wingate, L., Matteucci, G., Aragao, L., Aubinet, M., Beers, C., Bernhoffer, C., Black, K.G., Bonal, D., Bonnefond, J.M., Chambers, J., Ciais, P., Cook, B., Davis, K.J., Dolman, A.J., Gielen, B., Goulden, M., Grace, J., Granier, A., Grelle, A., Griffis, T., Grunwald, T., Guidolotti, G., Hanson, P.J., Harding, R., Hollinger, D.Y., Hutyrá, L.R., Kolar, P., Kruijt, B., Kutsch, W., Lagergren, F., Laurila, T., Law, B.E., Le Maire, G., Lindroth, A., Loustau, D., Malhi, Y., Mateus, J., Migliavacca, M., Misson, L., Montagnani, L., Moncrieff, J., Moors, E., Munger, J.W., Nikinmaa, E., Ollinger, S.V., Pita, G., Rebmann, C., Rouspard, O., Saigusa, N., Sanz, M.J., Seufert, G., Sierra, C., Smith, M.L., Tang, J., Valentini, R., Vesala, T., Janssens, I.A., 2007. CO₂ balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database. *Global Change Biology* 13, 2509-2537.
- Luyssaert, S., Reichstein, M., Schulze, E.D., Janssens, I.A., Law, B.E., Papale, D., Dragoni, D., Goulden, M.L., Granier, A., Kutsch, W.L., Linder, S., Matteucci, G., Moors, E., Munger, J.W., Pilegaard, K., Saunders, M., Falge, E.M., 2009. Toward a consistency cross-check of eddy covariance flux-based and biometric estimates of ecosystem carbon balance. *Glob. Biogeochem. Cycle* 23, 13.
- Maillard, P., Deleens, E., Daudet, F.-A., Casabianca, H., Falcimagne, R., 1995. Approche du bilan carboné et azoté chez de jeunes noyers lors de l'acquisition de l'autotrophie à l'aide d'un double marquage à long terme ¹³C/¹⁵N. Utilisation des isotopes stables pour l'étude du fonctionnement des plantes. Ed. INRA, Les Colloques n°70, Paris (France), 16-17 décembre 1993, pp. 335-345.
- Majdi, H., Pregitzer, K., Morén, A.S., Nylund, J.E., Agren, G.I., 2005. Measuring fine root turnover in forest ecosystems. *Plant and Soil* 276, 1-8.
- Malhi, Y., Baldocchi, D.D., Jarvis, P.G., 1999. The carbon balance of tropical, temperate and boreal forests. *Plant, Cell and Environment* 22, 715-740.
- Marron, N., Plain, C., Longdoz, B., Epron, D., 2009. Seasonal and daily time course of the C-13 composition in soil CO₂ efflux recorded with a tunable diode laser spectrophotometer (TDLS). *Plant and Soil* 318, 137-151.
- Marsden, C., le Maire, G., Stape, J.-L., Seen, D.L., Rouspard, O., Cabral, O., Epron, D., Lima, A.M.N., Nouvellon, Y., 2010. Relating MODIS vegetation index time-series with structure, light absorption and stem production of fast-growing Eucalyptus plantations. *Forest Ecology and Management* 259, 1741-1753.
- Marsden, C., Nouvellon, Y., Bou, A.T.M., Saint-Andre, L., Jourdan, C., Kinana, A., Epron, D., 2008a. Two independent estimations of stand-level root respiration on clonal Eucalyptus stands in Congo: up scaling of direct measurements on roots versus the trenched-plot technique. *New Phytologist* 177, 676-687.
- Marsden, C., Nouvellon, Y., Bou, A.T.M., Saint-Andre, L., Jourdan, C., Kinana, A., Epron, D., 2008b. Two independent estimations of stand-level root respiration on clonal Eucalyptus stands in Congo: up scaling of direct measurements on roots versus the trenched-plot technique. *New Phytologist* 177, 676-687.
- Marsden, C., Nouvellon, Y., Epron, D., 2008c. Relating coarse root respiration to root diameter in clonal Eucalyptus stands in the Republic of the Congo. *Tree Physiology* 28, 1245-1254.
- Mazoyer, M., Roudart, L., 2006. A history of world agriculture: from the Neolithic Age to the current crisis. A history of world agriculture: from the Neolithic Age to the current crisis, 528 pp.
- MEA, 2005. Millennium Ecosystem Assessment (MEA). Ecosystems and Human Well-Being: Synthesis. Island Press, Washington. 155pp.
- Medlyn, B.E., Pepper, D.A., O'Grady, A.P., Keith, H., 2007. Linking leaf and tree water use with an individual-tree model. *Tree Physiology* 27, 1687-1699.
- Merbold, L., Ardo, J., Arneth, A., Scholes, R.J., Nouvellon, Y., de Grandcourt, A., Archibald, S., Bonnefond, J.M., Boulain, N., Brueggemann, N., Bruemmer, C., Cappelaere, B., Ceschia, E., El-Khidir, H.A.M., El-Tahir, B.A., Falk, U., Lloyd, J., Kergoat, L., Le Dantec, V., Mougou, E., Muchinda, M., Mukelabai, M.M., Ramier, D., Rouspard, O., Timouk, F., Veenendaal, E.M., Kutsch, W.L., 2009. Precipitation as driver of

- carbon fluxes in 11 African ecosystems. *Biogeosciences* 6, 1027-1041.
- Mialet-Serra, I., Clement-Vidal, A., Rounsard, O., Jourdan, C., Dingkuhn, M., 2008. Whole-plant adjustments in coconut (*Cocos nucifera*) in response to sink-source imbalance. *Tree Physiol* 28, 1199-1209.
- Mialet-Serra, I., Clement, A., Sonderegger, N., Rounsard, O., Jourdan, C., Labouisse, J.P., Dingkuhn, N., 2005. Assimilate storage in vegetative organs of coconut (*Cocos nucifera*). *Experimental Agriculture* 41, 161-174.
- Migliavacca, M., Markus Reichstein², Andrew D. Richardson³, Roberto Colombo¹, Nuno Carvalhais⁴, Enrico Tomelleri², Glitta Lasslop², Soenke Zaehle², Almut Arneth⁵, Dennis D. Baldocchi⁶, Andrew T. Black⁷, David Hollinger⁸, Beverly E. Law⁹, Peter M. Lafleur¹⁰, Leonardo Montagnani¹¹, Dario Papale¹², Corinna Rebmann¹³, Humberto Ribeiro da Rocha¹⁵, Rounsard, O., Guenther Seufert¹⁸, Jean-Francoise Soussana¹⁹, Mark A. Sutton²⁰, Michiel K. van der Molen²¹, Wohlfahrt²², G., 2010. Semi-empirical modeling of abiotic and biotic factors controlling ecosystem respiration across eddy covariance sites. *Global Change Biology*, Accepted February 2010.
- Morot-Gaudry, J.-F., Deleens, E., Prioul, J.L., 1995. Etude des flux de carbone et de l'azote chez le maïs : traçage par les isotopes radioactifs ou les isotopes stables ? , Utilisation des isotopes stables pour l'étude du fonctionnement des plantes. Ed. INRA, Les Colloques n°70, Paris (France), 16-17 décembre 1993, pp. 219-238.
- Moussa, R., Chahinian, N., 2009. Comparison of different multi-objective calibration criteria using a conceptual rainfall-runoff model of flood events. *Hydrology and Earth System Sciences* 13, 519-535.
- Navarro, M.N.V., Jourdan, C., Sileye, T., Braconnier, S., Mialet-Serra, I., Saint-Andre, L., Dauzat, J., Nouvellon, Y., Epron, D., Bonnefond, J.M., Berbigier, P., Rouziere, A., Bouillet, J.P., Rounsard, O., 2008. Fruit development, not GPP, drives seasonal variation in NPP in a tropical palm plantation. *Tree Physiology* 28, 1661-1674.
- Neilson, R.P., 1995. A model for predicting continental-scale vegetation distribution and water balance. *Ecol. Apps.* 5, 362-385.
- Nilson, T., 1971. A theoretical analysis of the frequency of gaps in plant stands. *Agricultural Meteorology* 8, 25-38.
- Nogues, S., Tcherkez, G., Cornic, G., Ghashghaie, J., 2004. Respiratory carbon metabolism following illumination in intact French bean leaves using ¹³C/¹²C isotope labelling. *Plant Physiol.* 136, 1-10.
- Noordwijk, M.v., Lusiana, B., 1998. WaNuLCAS, a model of water, nutrient and light capture in agroforestry systems. *Agroforestry Systems* 43, 217-242.
- Nouvellon, Y., Epron, D., Jeanningros, S., Thongo M'Bou, A., Rounsard, O., Saint-André, L., Dauzat, J., Bonnefond, J.-M., 2003. Comparaison des capacités photosynthétiques, de conductance stomatique et de caractères architecturaux de 2 clones d'eucalyptus plantés au Congo. Présentation orale. Secondes Rencontres d'Ecophysiologie de l'Arbre (REA). INRA, La Rochelle, 8-12 Dec. 2003.
- Nouvellon, Y., Epron, D., Kinana, A., Hamel, O., Mabiala, A., D'Annunzio, R., Deleporte, P., Saint-Andre, L., Marsden, C., Rounsard, O., Bouillet, J.P., Laclau, J.P., 2008. Soil CO₂ effluxes, soil carbon balance, and early tree growth following savannah afforestation in Congo: Comparison of two site preparation treatments. *Forest Ecology and Management* 255, 1926-1936.
- Nouvellon, Y., Saint-André, L., Bouillet, J.P., Hamel, O., 2006. Carbon sequestration in fast growing tree plantations. Final Report for the EU-ULCOS (Ultra Low CO₂ Steelmaking) Project. Cirad, p. 45.
- Nowack, B., Mayer, K.U., Oswald, S.E., van Beinum, W., Appelo, C.A.J., Jacques, D., Seuntjens, P., Gerard, F., Jaillard, B., Schnepf, A., Roose, T., 2006. Verification and intercomparison of reactive transport codes to describe root-uptake. *Plant and Soil* 285, 305-321.
- ORNL-DAAC, 2009. Oak Ridge National Laboratory-Distributed Active Archive Center for biogeochemical dynamics: <http://daac.ornl.gov/>.
- Pages, L., Aries, F., 1988. SARAH - A simulation model for growth, development and architecture of root systems. *Agronomie* 8, 889-896.
- Pansu, M., Martineau, Y., Saugier, B., 2009a. A modelling method to quantify in situ the input of carbon from roots and the resulting C turnover in soil. *Plant and Soil* 317, 103-120.
- Pansu, M., Sarmiento, L., Bottner, P., 2009b. Micro-Organismes et Matière Organique du Sol (modèle MOMOS). Bilan de 20 ans de modélisation basée sur le traçage isotopique in situ. *. Etude et Gestion des Sols*, 16, 2, 2009, pp. 113-132.

- Pansu, M., Sarmiento, L., Rujano, M.A., Ablan, M., Acevedo, D., Bottner, P., 2010. Modeling organic transformations by microorganisms of soils in six contrasting ecosystems: Validation of the MOMOS model. *Global Biogeochemical Cycles* 24.
- Parton, W.J., Schimel, D.S., Cole, C.V., Ojima, D.S., 1987. Analysis of factors controlling soil organic matter levels in Great Plains grasslands. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 51, 1173-1179.
- Pataki, D., J.R., E., Flanagan, L.B., Yakir, D., Bowling, D.R., Still, C.J., Buchman, N., Kaplan, J.O., Berry, J.A., 2003. The application and interpretation of Keeling plots in terrestrial carbon cycle research. *Global Biochem. Cycles* 17, 1-14.
- Perfecto, I., Rice, R.A., Greenberg, R., VanderVoort, M.E., 1996. Shade coffee: A disappearing refuge for biodiversity. *Bioscience* 46, 598-608.
- Pernollet, J.C., Huet, J.C., Moutot, F., Morot-Gaudry, J.-F., 1986. Relationship between photosynthesis and protein synthesis in maize. II. Interconversion of photoassimilated carbon in the ear leaf and in the intermediary organs to synthesize the seed storage proteins and starch. *Plant Physiol.* 80, 216-222.
- Peterson, R.B., 1989. Partitioning of Noncyclic Photosynthetic Electron-Transport to O₂-Dependent Dissipative Processes as Probed by Fluorescence and CO₂ Exchange. *Plant Physiology* 90, 1322-1328.
- Plain, C., Gerant, D., Maillard, P., Dannoura, M., Dong, Y.W., Zeller, B., Priault, P., Parent, F., Epron, D., 2009. Tracing of recently assimilated carbon in respiration at high temporal resolution in the field with a tuneable diode laser absorption spectrometer after in situ (CO₂)-C-13 pulse labelling of 20-year-old beech trees. *Tree Physiology* 29, 1433-1445.
- Reichstein, M., Falge, E., Baldocchi, D., Papale, D., Aubinet, M., Berbigier, P., Bernhofer, C., Buchmann, N., Gilmanov, T., Granier, A., Grunwald, T., Havrankova, K., Ilvesniemi, H., Janous, D., Knohl, A., Laurila, T., Lohila, A., Loustau, D., Matteucci, G., Meyers, T., Miglietta, F., Ourcival, J.-M., Pumpanen, J., Rambal, S., Rotenberg, E., Sanz, M., Tenhunen, J., Seufert, G., Vaccari, F., Vesala, T., Yakir, D., Valentini, R., 2005. On the separation of net ecosystem exchange into assimilation and ecosystem respiration: review and improved algorithm. *Global Change Biology* 11, 1424-1439.
- Ridolfi, M., Rouspard, O., Garrec, J.P., Dreyer, E., 1996. Effects of a calcium deficiency on stomatal conductance and photosynthetic activity of *Quercus robur* seedlings grown on nutrient solution. *Annals of Forestry Sciences* 53, 325-335.
- Robin, M.M., 2008. Le monde selon MONSANTO : de la dioxine aux OGM, une multinationale qui vous veut du bien. Arte editions.
- Rocher, J.P., Jeannette, E., Ripoll, C., Prioul, J.L., Thiéry, J.M., 1994. A model for carbohydrate compartmentation and export in maize leaf. *Plant Physiology and Biochemistry*.
- Rochette, P., Flanagan, L.B., Gregorich, E.G., 1999. Separating soil respiration into plant and soil components using analyses of the natural abundance of carbon-13. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 63, 1207-1213.
- Rojas, J.S.D., Laclau, J.P., Almeida, J.R., Moraes Gonçalves, J.L., Stape, J.L., Ranger, J., Nouvellon, Y., Rouspard, O., 2008. Effects of K₂SO₄ and NaCl applications on tree transpiration and water-use efficiency in a 3-year-old *Eucalyptus grandis* plantation in Brazil. IUFRO: Productivity of tropical plantations, Porto Seguro, Bahia, Brasil. 10-15 of November 2008. Oral presentation.
- Rouspard, O., 1993. Evaluation de la conductance mésophyllienne au CO₂ à l'aide de mesures combinées de fluorescence de la chlorophylle et d'échanges gazeux : Comparaisons l'espèces ligneuses, effets d'une sécheresse et d'un enrichissement en CO₂. DEA de Biologie Forestière. UHP Nancy I, Nancy, p. 26.
- Rouspard, O., Bonnefond, J., Luyssaert, S., 2007. Productivity of a tropical plantation of coconut tree (*Cocos nucifera*, L.), compared with tropical evergreen humid forests. *Asiaflux Newsletter*, pp. 4-9.
- Rouspard, O., Bonnefond, J.M., Irvine, M., Berbigier, P., Nouvellon, Y., Dauzat, J., Taga, S., Hamel, O., Jourdan, C., Saint-Andre, L., Mialet-Serra, I., Labrousse, J.P., Epron, D., Joffre, R., Braconnier, S., Rouziere, A., Navarro, M., Bouillet, J.P., 2006. Partitioning energy and evapo-transpiration above and below a tropical palm canopy. *Agricultural and Forest Meteorology* 139, 252-268.
- Rouspard, O., Dauzat, J., Nouvellon, Y., Deveau, A., Feintrenie, L., Saint-Andre, L., Mialet-Serra, I., Braconnier, S., Bonnefond, J.M., Berbigier, P., Epron, D., Jourdan, C., Navarro, M., Bouillet, J.P., 2008a. Cross-validating Sun-shade and 3D models of light absorption by a tree-crop canopy. *Agricultural and Forest Meteorology* 148, 549-564.
- Rouspard, O., Ferhi, A., Granier, A., Pallo, F., Depommier, D., Mallet, B., Joly, H.I., Dreyer, E., 1999. Reverse phenology and dry-season water uptake by *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. in an agroforestry parkland

- of Sudanese west Africa. *Functional Ecology* 13, 460-472.
- Roupsard, O., Gomez Delgado, F., Rapidel, B., le Maire, G., 2009a. Why is agroforestry so challenging for modellers? How to conciliate complexity, interactions, accuracy and upscaling? A proposed strategy for agroforestry modelling. In: Rapidel, B., Roupsard, O., Navarro, M.N. (Eds.), *Modelling Agroforestry Systems. Workshop Proceedings. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 25-29 February 2008. Technical Series. Technical meetings n°14. ISBN 978-9977-57-479-4*, pp. 69-80.
- Roupsard, O., Gross, P., Dreyer, E., 1996a. Limitation of photosynthetic activity by CO₂ availability in the chloroplasts of oak leaves from different species and during drought. *Annals of Forestry Sciences* 53, 243-254.
- Roupsard, O., Joly, H., Dreyer, E., 1996b. Ecophysiologie de *Faidherbia albida*. I/Fonctionnement hydrique en parc agoforestier ; II/Variabilité intraspécifique de caractéristiques juvéniles. . In: Peltier, R. (Ed.), *Les Parcs à Faidherbia*. . Cahiers Scientifiques n° 12. CIRAD-Forêt ed, pp. 85-101.
- Roupsard, O., Joly, H.I., Dreyer, E., 1998. Variability of initial growth, water-use efficiency and carbon isotope discrimination in seedlings of *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev., a multipurpose tree of semi-arid Africa. Provenance and drought effects. *Annals of Forestry Sciences* 55, 329-348.
- Roupsard, O., le Maire, G., Nouvellon, Y., Dauzat, J., Jourdan, C., Navarro, M., Bonnefond, J.M., Saint-Andre, L., Mialet-Serra, I., Hamel, O., Rouziere, A., Bouillet, J.P., 2009b. Scaling-up productivity (NPP) using light or water use efficiencies (LUE, WUE) from a two-layer tropical plantation. *Agroforestry Systems* 76, 409-422.
- Roupsard, O., Nouvellon, Y., Laclau, J.-P., Epron, D., Harmand, J.-M., Vaast, P., Hergoualc'h, K., Jourdan, C., Saint-André, L., Thaler, P., Lamade, E., Gay, F., Chantuma, A., le Maire, G., Hamel, O., Bouillet, J.-P., 2008b. Partitioning NPP into growth, litter and exports: impacts on ecosystem carbon fluxes. A review for tropical perennial plantations. . IUFRO: Productivity of tropical plantations, Porto Seguro, Bahia, Brasil. 10-15 of November 2008. Oral presentation.
- Saint-André, L., Laclau, J.-P., Bouillet, J.-P., Deleporte, P., Miabala, A., Ognouabi, N., Baillères, H., Nouvellon, Y., 2002. Integrative modelling approach to assess the sustainability of the eucalyptus plantations in Congo. Fourth workshop, IUFRO Working Party S5.01.04 " Connection between Forest Resources and Wood Quality: Modelling Approaches and Simulation Software". Harrison Hot Springs Resort, British Columbia, Canada, September 8-15, 2002 : 10 pp., p. 10 pp.
- Saint-Andre, L., Laclau, J.P., Deleporte, P., Ranger, J., Gouma, R., Saya, A., Joffre, R., 2002. A generic model to describe the dynamics of nutrient concentrations within stemwood across an age series of a eucalyptus hybrid. *Annals of Botany* 90, 65-76.
- Saint-Andre, L., M'Bou, A.T., Mabiala, A., Mouvondy, W., Jourdan, C., Roupsard, O., Deleporte, P., Hamel, O., Nouvellon, Y., 2005. Age-related equations for above- and below-ground biomass of a Eucalyptus hybrid in Congo. *Forest Ecology and Management* 205, 199-214.
- Saint-André, L., Nouvellon, Y., Laclau, J.-P., Ranger, J., Bouillet, J.-P., Nzila, J.-D.-D., Deleporte, P., 2003. Modelling nutrient cycling and integrating nutrient cycling into growth models. Do the site management network has comparative advantages in this area of research? , CIFOR conference, China.
- Saint-André, L., Roupsard, O., Marsden, C., Thongo M'Bou, A., D'Annunzio, R., De Grandcourt, A., Jourdan, C., Derrien, D., Picard, N., Zeller, B., Harmand, J.-M., Levillain, J., Henry, M., Nouvellon, Y., Deleporte, P., Bouillet, J.-P., Laclau, J.-P., 2007. Literature review on current methodologies to assess C balance in CDM Afforestation/reforestation projects and a few relevant alternatives for assessing water and nutrient balance, as a complement to carbon sequestration assessments. EU-CARBOAFRICA STREP Project no. 037132 Report (WP 6.4): Quantification, understanding and prediction of carbon cycle, and other GHG gases, in Sub-Saharan Africa. 105pp. .
- Saleh, A., Osei, E., Gallego, O., 2010. Use of CEEOT-SWAPP Modeling System for Cost-effective Targeting and Evaluation of Environmental Pollutants. In: ASABE (Ed.), *21st Century Watershed Technology: Improving Water Quality and Environment*, CD-Rom Proceedings, 21-24 February 2010 (Universidad EARTH, Costa Rica).
- Sangsing, K., Cochard, H., Kasemsap, P., Thanisawanyangkura, S., Sangkhasila, K., Gohet, E., Thaler, P., 2004. Is growth performance in rubber (*Hevea brasiliensis*) clones related to xylem hydraulic efficiency? *Canadian Journal of Botany* 82.
- Segura, M., Kanninen, M., Suarez, D., 2006. Allometric models for estimating aboveground biomass of shade

- trees and coffee bushes grown together. *Agroforestry Systems* 68, 143-150.
- Shuttleworth, W.J., Wallace, J.S., 1985. Evaporation from a sparse canopy : an energy combination theory. *Quart. J. Royal Society* 111, 839 - 855.
- Siles, P., Vaast, P., Dreyer, E., Harmand, J.M., 2010. Stemflow and rainfall interception in coffee (*Coffea arabica* L.) in monoculture or shaded by *Inga densiflora*. *Journal of Hydrology*, accepted.
- Silpi, U., 2004. Carbon partition in *Hevea brasiliensis* Muell. Arg. : dynamics among functional sinks (latex regeneration, respiration, growth and reserve) at trunk scale. PhD Thesis. University of Kasetsart. Bangkok. Thailand.
- Silpi, U., Lacoïnte, A., Kasempsap, P., Thanysawanyangkura, S., Chantuma, P., Gohet, E., Musigamart, N., Clement, A., Ameglio, T., Thaler, P., 2007. Carbohydrate reserves as a competing sink: evidence from tapping rubber trees. *Tree Physiology* 27, 881-889.
- Sollins, P., Homann, P., Caldwell, B.A., 1996. Stabilization and destabilization of soil organic matter: Mechanisms and controls. *Geoderma* 74, 65-105.
- Stape, J.L., Binkley, D., Ryan, M.G., 2008. Production and carbon allocation in a clonal Eucalyptus plantation with water and nutrient manipulations. *Forest Ecology and Management* 255, 920-930.
- Taugourdeau, S., Le Maire, G., Roupsard, O., Avelino, J., Gomez Delgado, F., Jones, J.R., Marsden, C., Robelo, A., Alpizar, E., Barquero, A., Rapidel, B., Vaast, P., Harmand, J.M., 2010. LAI dynamics of agroforestry and full sun coffee systems in Costa Rica. Poster. XIth ESA Congress AGRO 2010, Montpellier, France.
- Tcherkez, G., Nogues, S., Bleton, J., Cornic, G., Badeck, F.W., Ghashghaie, J., 2003. Metabolic origin of carbon isotope composition of leaf dark-respired CO₂ in French bean. *Plant Physiol.* 131, 237-244.
- Thaler, P., Pagès, L., 1998. Modelling the influence of assimilate availability on root growth and architecture. *Plant and soil* 201, 307-320.
- Tilman, D., Cassman, K.G., Matson, P.A., Naylor, R., Polasky, S., 2002. Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature* 418, 671-677.
- Torquebiau, E.F., 2007. L'agroforesterie: des arbres et des champs. L'harmattan.
- Trofymow, J.A., Moore, T.R., Titus, B., Prescott, C., Morrison, I., Siltanen, M., Smith, S., Fyles, J., Wein, R., Camiré, C., Duschene, L., Kozak, L., Kranabetter, M., Visser, S., 2002. Rates of litter decomposition over 6 years in Canadian forests: influence of litter quality and climate. *Can. J. For. Res.* 32, 789-804.
- Trumbore, S.E., Pataki, D., 2004. Carbon Respired by Terrestrial Ecosystems (CaRTE). Workshop Report. Laguna Beach, 21-23 January 2004, 21.
- Vaast, P., Angrand, J., Franck, N., Dauzat, J., Genard, M., 2005. Fruit load and branch ring-barking affect carbon allocation and photosynthesis of leaf and fruit of *Coffea arabica* in the field. *Tree Physiology* 25, 753-760.
- van der Werf, W., Keesman, K., Burgess, P., Graves, A., Pilbeam, D., Incoll, L.D., Metselaar, K., Mayus, M., Stappers, R., van Keulen, H., Palma, J., Dupraz, C., 2007. Yield-SAFE: A parameter-sparse, process-based dynamic model for predicting resource capture, growth, and production in agroforestry systems. *Ecological Engineering* 29, 419-433.
- van Kanten, R., Vaast, P., 2006. Transpiration of arabica coffee and associated shade tree species in sub-optimal, low-altitude conditions of Costa Rica. *Agroforestry Systems* 67, 187-202.
- Van Noordwijk, M., Lusiana, B., 1998. WaNuLCAS, a model of water, nutrient and light capture in agroforestry systems. *Agroforestry Systems* 43, 217-242.
- van Oijen, M., Dauzat, J., Harmand, J.-M., Lawson, G., Vaast, P., 2010a. Coffee agroforestry systems in Central America: I. A review of quantitative information on physiological and ecological processes. *Agroforestry Systems* 80, 341-359.
- van Oijen, M., Dauzat, J., Harmand, J.-M., Lawson, G., Vaast, P., 2010b. Coffee agroforestry systems in Central America: II. Development of a simple process-based model and preliminary results. *Agroforestry Systems* 80, 361-378.
- Vance, C.P., Uhde-Stone, C., Allan, D.L., 2003. Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. *New Phytologist* 157, 423-447.
- Zeller, B., Colin-Belgrand, M., Dambrine, E., Martin, F., 2001. Fate of nitrogen released from ¹⁵N-labelled litter and fate in European beech forests. *Tree Physiol.* 21, 153-162.
- Zeller, B., Colin-Belgrand, M., Dambrine, E., Martin, F., Bottner, P., 2000. Decomposition of ¹⁵N-labelled beech litter and fate of nitrogen derived from litter in a beech forest. *Oecologia* 123, 550-559.

4 Curriculum Vitae

Nationalité	France
Date de naissance	25 août 1965
Famille	Vie maritale. Deux enfants
Adresse	Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), Ap. 3, 7170, Turrialba, Costa Rica
Profession	Chercheur au Cirad
Fonction	<p>➤ Chercheur Cirad/Département Persyst/ UPR 80 Fonctionnement et Pilotage des Ecosystèmes de Plantations</p> <p>➤ Professeur associé du CATIE (école de 3^{ème} cycle Masters et doctorats)</p> <p>➤ Co-animateur du thème 3 de l'UMR Eco&Sols-Montpellier (thème3 = Carbone et Changements Globaux)</p>
Formation	<p>➤ Post-doctorat au CEFÉ-CNRS, équipe DREAM (Montpellier) en 1998</p> <p>➤ Doctorat de Biologie Forestière (U. Nancy I), 1997 : Mention TH + félicitations du jury</p> <p>➤ DEA de Biologie Forestière (U. Nancy I), 1993 : Mention B, obtenu bourse MRT</p> <p>➤ DESS d'environnement industriel (Paris VII), 1992: Mention TB</p> <p>➤ Professeur Agrégé de Sciences Naturelles spécialité Zoologie (Auditeur de l'ENS St-Cloud), 1988</p>
Thématiques scientifiques	Ecophysiologie, bioclimatologie / Productivité, rendement / Diversité génétique / Séquestration du carbone / Tolérance à la sécheresse / Bilan hydrique, hydrologie / Services Ecosystémiques / Fonctionnement des écosystèmes à l'échelle globale / Modélisation
Spécialités	<p>Expérimentation : échanges gazeux foliaires, fluorescence de la chlorophylle, eddy-covariance (micro-météorologie), Productivité Primaire Nette (NPP), Productivité Primaire Brute (GPP), Productivité Nette de l'Ecosystème (NEP), Respiration de l'Ecosystème (Re), Respiration du sol (Rs), évapo-transpiration, flux de sève, profondeur de prélèvement de l'eau, efficacité d'utilisation de l'eau (WUE), Efficacité d'utilisation de la lumière (LUE), allocation du carbone, décomposition des litières, composantes du rendement, phénologie, fixation d'azote, SOM, interception et absorption de la lumière, isotopie stable (C, N, O), thermogénèse.</p> <p>Modélisation : absorption de la lumière (sun-shade, 3D), évapo-transpiration (Jarvis, Penman-Monteith, Shuttleworth and Wallace), échanges gazeux (Farquhar, de Pury & Farquhar), SVAT (big-leaf, sun-shade), hydrologie (lumped models bassins versants ; modèles régionaux (MAPPS))</p>
Statistiques de publications	<p>34 articles acceptées dans revues à facteur d'impact + 2 soumises</p> <p>H-Index = 12 (529 citations)</p> <p>14 publications dans supports sans FI, livres, articles électroniques</p> <p>40 présentations en conférences</p> <p>3 invitations comme chairman de session</p>

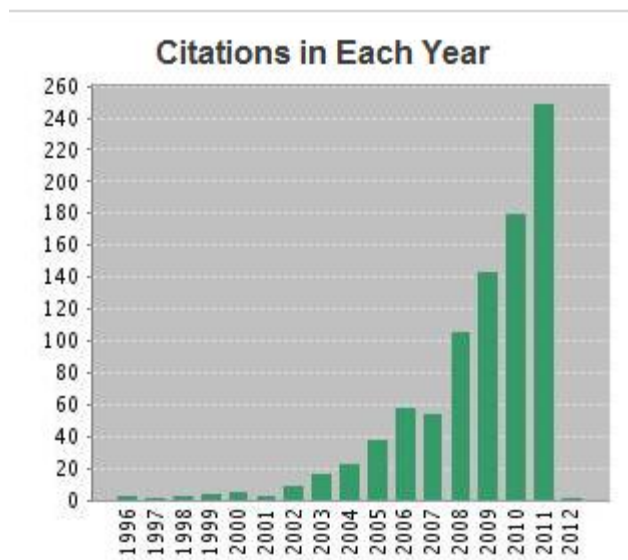
Région(s) d'expérience	Amérique latine (Costa Rica), Océanie (Vanuatu), Afrique de l'Ouest (Burkina Faso), Afrique centrale (Congo-Brazzaville), Asie du Sud-Est (Thaïlande, Indonésie, Philippines), Brésil, Antarctique (Kerguelen), France (INRA-Nancy ; Montpellier)			
Expérience professionnell e	Recherche : depuis 1993			
	Expatriation : 3 ans au Burkina Faso ; 8 ans au Vanuatu ; 6 mois au Congo ; 3 ans au Costa Rica ; 2 ans à Kerguelen			
	Enseignement : Sciences Naturelles (prof. agrégé du secondaire) en détachement au Cirad ; Botanique à Paris (Ecole des Plantes), 2 ans ; Ecophysiologie et Bioclimatologie (CATIE, Associate Professor, 12h/an) ; Kasetsart University-Thaïlande. 2003. Eddy-correlation and associated techniques, 8h ; ENSAM : Bilan de C, d'Energie et d'H2O des écosystèmes terrestres, formation des Masters, 4 h en 2004			
	Coordinateur de projet : ATP-Carbone (Cirad) 2000-2003			
	Gestion de la recherche : correspondant du CIRAD au Vanuatu, 2005-2007			
Reviews	Evénements scientifiques : responsables des séminaires scientifiques du VARTC (Vanuatu) : 2000-2007 ; responsable du réseau écophysiologie de l'Asian and Pacific Coconut Community, 2005-2007 ; co-organisateur et session chairman du Workshop Modelling Agroforestry Systems : Catie, Turrialba, 25-29 février 2008 ; chairman du 21 st Century Watershed Technology Conference (Feb 2010, Costa Rica)			
	Industrie : consultant en écologie industrielle (écobilans = Life Cycle Assessments = Ecological Footprint) : Paris, 1991-1992			
	➤Journaux à comité de lecture Global Change Biology, Agricultural and Forest Meteorology, Journal of Hydrology, Tree Physiology, Agroforestry Systems, Acta Oecologica, Coconut Research and Development			
Langues	➤Projets : ANR Blanc 2007(1) ; Européen (1)			
	➤Bourses doctorales : Fondation Internationale pour la Science (FIS): (1)			
	Langues	Oral	Lecture Ecrit	
	Français	5*	5*	5 * Langue maternelle
	Anglais	4	4	4
	Bislama (Vanuatu)	4	4	4
	Espagnol	3	4	3
	Allemand	1	1	1
	Portugais (Brésil)	0	2	0

5 Publications

5.1 Statistiques

Articles avec Facteur d'Impact

Nombre d'articles acceptés dans revues à Impact Factor	39
Nombre d'articles soumis dans revues à Impact Factor	2
Nombre total de citations (ISI Web/Researcher ID)	909
H-index	15
Progression des citations	



Sans Facteur d'Impact

Ouvrages édités	2
Chapitres d'ouvrages	2
Proceedings, articles électroniques, revues sans FI	10
Articles de conférences	40
Conférences invitées	3 comme session chairman

5.2 Liste

Publications (publiées ou acceptées) pour journaux à facteur d'impact

1. Bahn, M., Reichstein, M., Davidson, E.A., Grünzweig, J., Jung, M., Carbone, M.S., Epron, D., Misson, L., Nouvellon, Y., Rouspard, O., Savage, K., Trumbore, S.E., Gimeno, C., Curiel Yuste, J., Tang, J., Vargas, R., Janssens, I.A., 2010. Soil respiration at mean annual temperature predicts annual total across vegetation types and biomes. *Biogeosciences* 6, 11501-11520.
2. Beer C., Ciais P., Reichstein M., Baldocchi D., Law B.E., Papale D., Soussana J.F., Ammann C., Buchmann N., Frank D., Gianelle D., Janssens I.A., Knohl A., Kostner B., Moors E., Rouspard O., Verbeeck H., Vesala T., Williams C.A. and Wohlfahrt G. 2009. Temporal and among-site variability of inherent water use efficiency at the ecosystem level. *Global Biogeochemical Cycles* 23: GB2018.
3. Beer, C., Reichstein, M., Tomelleri, E., Ciais, P., Jung, M., Carvalhais, N., Rodenbeck, C., Arain, M.A., Baldocchi, D., Bonan, G.B., Bondeau, A., Cescatti, A., Lasslop, G., Lindroth, A., Lomas, M., Luysaert, S., Margolis, H., Oleson, K.W., Rouspard, O., Veenendaal, E., Viovy, N., Williams, C., Woodward, F.I., Papale, D., 2010. Terrestrial Gross Carbon Dioxide Uptake: Global Distribution and Covariation with Climate. *Science* 329, 834-838.
4. Epron D., Nouvellon Y., Deleporte P., Ifo S., Kazotti G., M'Bou A.T., Mouvondy W., Saint Andre L., Rouspard O., Jourdan C. and Hamel O. 2006. Soil carbon balance in a clonal Eucalyptus plantation in Congo: effects of logging on carbon inputs and soil CO₂ efflux. *Global Change Biology* 12: 1021-1031.
5. Epron D., Nouvellon Y., Rouspard O., Mouvondy W., Mabiala A., Saint-Andre L., Joffre R., Jourdan C., Bonnefond J.M., Berbigier P. and Hamel O. 2004. Spatial and temporal variations of soil respiration in a Eucalyptus plantation in Congo. *Forest Ecology and Management* 202: 149-160.
6. Gómez-Delgado F., Rouspard O., Moussa R., Van Oijen M., Vaast P., Rapidel B., Perez A., Harmand J.-M., Voltz M., Le Maire G., Imbach P., Bonnefond J.M. and Taugourdeau S. 2010. Modelling the hydrological behaviour of a coffee agroforestry basin in Costa Rica. *Accepté avec revisions en cours. Hydrol Earth Syst Sci*
7. Fisher J.B., Malhi Y., Bonal D., Da Rocha H.R., De Araujo A.C., Gamo M., Goulden M.L., Hirano T., Huete A.R., Kondo H., Kumagai T., Loescher H.W., Miller S., Nobre A.D., Nouvellon Y., Oberbauer S.F., Panuthai S., Rouspard O., Saleska S., Tanaka K., Tanaka N., Tu K.P. and Von Randow C. 2009. The land-atmosphere water flux in the tropics. *Global Change Biology* 15: 2694-2714.
8. Imbach, P., Molina, L., Locatelli, B., Rouspard, O., Ciais, P., Corrales, L., Mahe, G., 2010. Climatology-based regional modelling of potential vegetation and average annual long-term runoff for Mesoamerica. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 7, 1801-1817.
9. Ivancic A., Lebot V., Rouspard O., Garcia J.Q. and Okpul T. 2004. Thermogenic flowering of taro (*Colocasia esculenta*, Araceae). *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* 82: 1557-1565.
10. Ivancic A., Rouspard O., Garcia J.Q., Lebot V., Pochyla V. and Okpul T. 2005. Thermogenic flowering of the giant taro (*Alocasia macrorrhizos*, Araceae). *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* 83: 647-655.
11. Ivancic A., Rouspard O., Garcia J.Q., Melteras M., Molisale T., Tara S. and Lebot V. 2008. Thermogenesis and flowering biology of *Colocasia gigantea*, Araceae. *Journal of Plant Research* 121: 73-82.
12. Ivancic A., Rouspard O., Garcia J.Q., Sisko M., Krajnc A.U. and Lebot V. 2009. Topology of thermogenic tissues of *Alocasia macrorrhizos* (Araceae) inflorescences. *In Press. Botany (ex Can J of Bot)*.
13. Jung, M., Reichstein, M., Ciais, P., Seneviratne, S.I., Sheffield, J., Goulden, M.L., Bonan, G., Cescatti, A., Chen, J.Q., de Jeu, R., Dolman, A.J., Eugster, W., Gerten, D., Gianelle, D., Gobron, N., Heinke, J., Kimball, J., Law, B.E., Montagnani, L., Mu, Q.Z., Mueller, B., Oleson, K., Papale, D., Richardson, A.D., Rouspard, O., Running, S., Tomelleri, E., Viovy, N., Weber, U., Williams, C., Wood, E., Zaehle, S., Zhang, K., 2010. Recent decline in the global land evapotranspiration trend due to limited moisture supply. *Nature* 467, 951-954.

14. Luysaert S., Inglima I., Jung M., Richardson A.D., Reichsteins M., Papale D., Piao S.L., Schulzes E.D., Wingate L., Matteucci G., Aragao L., Aubinet M., Beers C., Bernhoffer C., Black K.G., Bonal D., Bonnefond J.M., Chambers J., Ciais P., Cook B., Davis K.J., Dolman A.J., Gielen B., Goulden M., Grace J., Granier A., Grelle A., Griffis T., Grunwald T., Guidolotti G., Hanson P.J., Harding R., Hollinger D.Y., Hutrya L.R., Kolar P., Kruijt B., Kutsch W., Lagergren F., Laurila T., Law B.E., Le Maire G., Lindroth A., Loustau D., Malhi Y., Mateus J., Migliavacca M., Misson L., Montagnani L., Moncrieff J., Moors E., Munger J.W., Nikinmaa E., Ollinger S.V., Pita G., Rebmann C., Rouspard O., Saigusa N., Sanz M.J., Seufert G., Sierra C., Smith M.L., Tang J., Valentini R., Vesala T. and Janssens I.A. 2007. CO₂ balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database. *Global Change Biology* 13: 2509-2537.
15. Marsden C., le Maire G., Lo Seen D., Rouspard O., Cabral O., Epron D., Stape J.L. and Nouvellon Y. 2009. Relating MODIS vegetation index time-series with structure, light absorption and stem production of Eucalyptus plantations *Forest Ecology and Management* In Press.
16. Merbold L., Ardo J., Arneth A., Scholes R.J., Nouvellon Y., de Grandcourt A., Archibald S., Bonnefond J.M., Boulain N., Brueggemann N., Bruemmer C., Cappelaere B., Ceschia E., El-Khidir H.A.M., El-Tahir B.A., Falk U., Lloyd J., Kergoat L., Le Dantec V., Mougou E., Muchinda M., Mukelabai M.M., Ramier D., Rouspard O., Timouk F., Veenendaal E.M. and Kutsch W.L. 2009. Precipitation as driver of carbon fluxes in 11 African ecosystems. *Biogeosciences* 6: 1027-1041.
17. Mialet-Serra I., Clement-Vidal A., Rouspard O., Jourdan C. and Dingkuhn M. 2008. Whole-plant adjustments in coconut (*Cocos nucifera*) in response to sink-source imbalance. *Tree Physiol* 28: 1199-1209.
18. Mialet-Serra I., Clement A., Sonderegger N., Rouspard O., Jourdan C., Labouisse J.P. and Dingkuhn N. 2005. Assimilate storage in vegetative organs of coconut (*Cocos nucifera*). *Experimental Agriculture* 41: 161-174.
19. Migliavacca, M., Markus Reichstein², Andrew D. Richardson³, Roberto Colombo¹, Nuno Carvalhais⁴, Enrico Tomelleri², Glitta Lasslop², Soenke Zaehle ², Almut Arneth⁵, Dennis D. Baldocchi⁶, Andrew T. Black⁷, David Hollinger⁸, Beverly E. Law⁹, Peter M. Lafleur¹⁰, Leonardo Montagnani¹¹, Dario Papale¹², Corinna Rebmann¹³, Humberto Ribeiro da Rocha¹⁵, Rouspard, O., Guenther Seufert¹⁸, Jean-Francoise Soussana¹⁹, Mark A. Sutton²⁰, Michiel K. van der Molen²¹, Wohlfahrt²², G., 2010. Semi-empirical modeling of abiotic and biotic factors controlling ecosystem respiration across eddy covariance sites. *Global Change Biology*, Accepted February 2010.
20. Navarro M.N.V., Jourdan C., Sileye T., Braconnier S., Mialet-Serra I., Saint-Andre L., Dauzat J., Nouvellon Y., Epron D., Bonnefond J.M., Berbigier P., Rouziere A., Bouillet J.P. and Rouspard O. 2008. Fruit development, not GPP, drives seasonal variation in NPP in a tropical palm plantation. *Tree Physiology* 28: 1661-1674.
21. Nodichao, L., Chopart, J.L., Séverin, A., Rouspard , O., Vauclin, M., Jourdan, C., 2010. Genotypic variability of oil palm root system distribution in the field. Consequences for water uptake. *Plant and Soil*. Under revision November 2010.
22. Nouvellon Y., Epron D., Kinana A., Hamel O., Mabiala A., D'Annunzio R., Deleporte P., Saint-Andre L., Marsden C., Rouspard O., Bouillet J.P. and Laclau J.P. 2008. Soil CO₂ effluxes, soil carbon balance, and early tree growth following savannah afforestation in Congo: Comparison of two site preparation treatments. *Forest Ecology and Management* 255: 1926-1936.
23. Nouvellon Y., Laclau J.P., Epron D., Kinana A., Mabiala A., Rouspard O., Bonnefond J.M., Le Maire G., Marsden C. and Saint-Andre L. 2009. Within-stand and seasonal variation of specific leaf area in a clonal Eucalyptus plantation in the Republic of Congo. *Forest Ecology and Management* In Press, accepted May 2009.
24. Reichstein M., Tenhunen J., Rouspard O., Ourcival J.M., Rambal S., Miglietta F., Peressotti A., Pecchiari M., Tirone G. and Valentini R. 2003. Inverse modeling of seasonal drought effects on canopy CO₂/H₂O exchange in three Mediterranean ecosystems. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres* 108.

25. Reichstein M., Tenhunen J.D., Rouspard O., Ourcival J.M., Rambal S., Dore S. and Valentini R. 2002a. Ecosystem respiration in two Mediterranean evergreen Holm Oak forests: drought effects and decomposition dynamics. *Functional Ecology* 16: 27-39.
26. Reichstein M., Tenhunen J.D., Rouspard O., Ourcival J.M., Rambal S., Miglietta F., Peressotti A., Pecchiari M., Tirone G. and Valentini R. 2002b. Severe drought effects on ecosystem CO₂ and H₂O fluxes at three Mediterranean evergreen sites: revision of current hypotheses? *Global Change Biology* 8: 999-1017.
27. Ridolfi M., Rouspard O., Garrec J.P. and Dreyer E. 1996. Effects of a calcium deficiency on stomatal conductance and photosynthetic activity of *Quercus robur* seedlings grown on nutrient solution. *Annals of Forestry Sciences* 53: 325-335.
28. Rouspard O., Bonnefond J.M., Irvine M., Berbigier P., Nouvellon Y., Dauzat J., Taga S., Hamel O., Jourdan C., Saint-Andre L., Mialet-Serra I., Labouisse J.P., Epron D., Joffre R., Braconnier S., Rouziere A., Navarro M. and Bouillet J.P. 2006. Partitioning energy and evapo-transpiration above and below a tropical palm canopy. *Agricultural and Forest Meteorology* 139: 252-268.
29. Rouspard O., Dauzat J., Nouvellon Y., Deveau A., Feintrenie L., Saint-Andre L., Mialet-Serra I., Braconnier S., Bonnefond J.M., Berbigier P., Epron D., Jourdan C., Navarro M. and Bouillet J.P. 2008. Cross-validating Sun-shade and 3D models of light absorption by a tree-crop canopy. *Agricultural and Forest Meteorology* 148: 549-564.
30. Rouspard O., Ferhi A., Granier A., Pallo F., Depommier D., Mallet B., Joly H.I. and Dreyer E. 1999. Reverse phenology and dry-season water uptake by *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. in an agroforestry parkland of Sudanese west Africa. *Functional Ecology* 13: 460-472.
31. Rouspard O., Gross P. and Dreyer E. 1996. Limitation of photosynthetic activity by CO₂ availability in the chloroplasts of oak leaves from different species and during drought. *Annals of Forestry Sciences* 53: 243-254.
32. Rouspard O., Joly H.I. and Dreyer E. 1998. Variability of initial growth, water-use efficiency and carbon isotope discrimination in seedlings of *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev., a multipurpose tree of semi-arid Africa. Provenance and drought effects. *Annals of Forestry Sciences* 55: 329-348.
33. Rouspard O., le Maire G., Nouvellon Y., Dauzat J., Jourdan C., Navarro M., Bonnefond J.M., Saint-Andre L., Mialet-Serra I., Hamel O., Rouziere A. and Bouillet J.P. 2009. Scaling-up productivity (NPP) using light or water use efficiencies (LUE, WUE) from a two-layer tropical plantation. *Agroforestry Systems* 76: 409-422.
34. Saint-Andre L., M'Bou A.T., Mabiala A., Mouvondy W., Jourdan C., Rouspard O., Deleporte P., Hamel O. and Nouvellon Y. 2005. Age-related equations for above- and below-ground biomass of a Eucalyptus hybrid in Congo. *Forest Ecology and Management* 205: 199-214.

Publications soumises pour journaux à facteur d'impact

1. Gómez-Delgado, F., Rouspard, O., Moussa, R., et al. 2011. Water and sediment yield in a coffee agroforestry system at various spatio-temporal scales: from plot to basin and from event to annual scales. Subm. Nov 2010 for *Agric. Ecos. Envir.*
2. Imbach, P., Molina, L., Locatelli, B., Neilson, R.P., Rouspard, O., Ciais, P., Mahe, G., 2010. Terrestrial water cycle and vegetation in Mesoamerica under climate change scenarios. Submitted Nov 2010. *Global Ecology and Biogeography*.

Ouvrages édités

1. Rapidel B., Rouspard O. and Navarro M.N. (eds) *Modelling Agroforestry Systems Workshop Proceedings CATIE, Turrialba, Costa Rica, 25-29 February 2008 Technical Series Technical meetings n°14* ISBN 978-9977-57-479-4, pp 281-288.
2. Bell A.D. 1993. *Les Plantes à Fleurs, Guide Morphologique Illustré*. Traduction Anglais-Français par Rouspard Olivier. Masson Paris ed. , 250 pp.

Chapitres d'ouvrages

1. Rouspard O., Ferhi A., Granier A., Pallo F., Depommier D., Mallet B., Joly H.I. and Dreyer E. 1998. Water function and depth of water abstraction of *Faidherbia albida* in an agroforestry park in the

Sudanian biogeographic zone. L'acacia au Senegal Actes de la reunion thematique sur l'acacia au Senegal, Dakar, Senegal, 3-5 decembre 1996, pp 81-103, 452-453.

2. Rounsard O., Joly H. and Dreyer E. 1996. Ecophysiologie de *Faidherbia albida*. I/Fonctionnement hydrique en parc agoforestier ; II/Variabilité intraspécifique de caractéristiques juvéniles. . In: Peltier R. (ed) Les Parcs à Faidherbia Cahiers Scientifiques n° 12. CIRAD-Forêt ed, pp 85-101.

Publications dans Proceedings et articles électroniques et journaux sans IF

1. Gomez Delgado F., Rounsard O., Moussa R. and Rapidel B. 2009. Spatialization and modelling of water balance components from plots to watersheds in Costa Rica. Effects of agricultural land use and management practices on Hydrological Environmental Services, with a focus on the coffee sector and its alternatives. In: Rapidel B., Rounsard O. and Navarro M.N. (eds) Modelling Agroforestry Systems Workshop Proceedings CATIE, Turrialba, Costa Rica, 25-29 February 2008 Technical Series Technical meetings n°14 ISBN 978-9977-57-479-4, pp 281-288.
2. Hamel O., Rounsard O., Nouvellon Y., Jourdan C., Saint-André L., Joffre R., Bonnefond J.M., Berbigier P., Irvine M., Epron D., Navarro M., Feller C. and Bouillet J. 2004. Séminaire CO₂ -Carbone / restitution de l'ATP-Carbone. In: CIRAD-Montpellier -n.C.e.C.C., IFR-Ecosystem editeurs. (ed) Séminaire CO₂ -Carbone / restitution de l'ATP-Carbone. CD CIRAD.
3. Navarro M., Malres S., Labouisse J.P. and Rounsard O. 2007. Vanuatu breadfruit project: Survey on botanical diversity and traditional uses of *Artocarpus altilis*. Proceedings of the 1st International Symposium on Breadfruit Research and Development Fiji. Acta Horticulturae, 757, pp 81-87.
4. Rapidel B., Rounsard O. and Navarro M. 2009. Introduction to the workshop. In: Rapidel B., Rounsard O. and Navarro M.N. (eds) Modelling Agroforestry Systems Workshop Proceedings CATIE, Turrialba, Costa Rica, 25-29 February 2008. Tropical Agricultural Research and Higher Education Center (CATIE). Technical Series. Technical meetings n°14. ISBN 978-9977-57-479-4, pp 17-20.
5. Rounsard O., Bonnefond J. and Luyssaert S. 2007. Productivity of a tropical plantation of coconut tree (*Cocos nucifera*, L.), compared with tropical evergreen humid forests. Asiaflux Newsletter, pp 4-9.
6. Rounsard O., Dauzat J. and Nouvellon Y. 2008. Measuring and modelling LAI and light absorption in agroforestry systems: how to conciliate accurate and spatializable models ? . In: Rapidel B., Rounsard O. and Navarro M.N. (eds) Modelling Agroforestry Systems with perennial crops Connecting AF researchers with modellers. PCP-Mésoamérique, CATIE, Turrialba, Costa Rica, pp 14-15.
7. Rounsard O., Gomez Delgado F., Rapidel B. and le Maire G. 2009. Why is agroforestry so challenging for modellers? How to conciliate complexity, interactions, accuracy and upscaling? A proposed strategy for agroforestry modelling. In: Rapidel B., Rounsard O. and Navarro M.N. (eds) Modelling Agroforestry Systems Workshop Proceedings CATIE, Turrialba, Costa Rica, 25-29 February 2008 Technical Series Technical meetings n°14 ISBN 978-9977-57-479-4, pp 69-80.
8. Rounsard O., Hamel O., Henry M., Rouzière A., Sileye T. and Labouisse J.P. 2008b. Coconut carbon sequestration, part 2: Strategies for the carbon market & Simulating potential incomes for coconut CDM projects. Coconut Research and Development (CORD) 24: 15-34.
9. Rounsard O., Lamanda N., Jourdan C., Navarro M., Mialet-Serra I., Dauzat J. and Sileye T. 2008c. Coconut carbon sequestration, part 1: Highlights on carbon cycle in coconut plantations. Coconut Research and Development (CORD) 24: 1-14.
10. Vaast P., Harmand J.-M. and Rounsard O. 2009. The EU-Casca Project:databases and models. In: Rapidel B., Rounsard O. and Navarro M.N. (eds) Modelling Agroforestry Systems Workshop Proceedings CATIE, Turrialba, Costa Rica, 25-29 February 2008 Technical Series Technical meetings n°14 ISBN 978-9977-57-479-4 pp 253-262

Présentations dans conférences

1. Gomez Delgado F., Moussa R., Rapidel B. and Rouspard O. 2009. Impacts of shade trees on hydrological services and erosion in a coffee AFS of Costa Rica – A scaling exercise, from plot to watershed, using automated flumes and optical turbidimeters. Agroforestry, the future of global land use-2nd World Congress of Agroforestry, 23-29th of August 2009, Nairobi-Kenya. Oral presentation.
2. Gómez-Delgado F., Rouspard O., Moussa R., Van Oijen M., Vaast P., Rapidel B., Perez A., Harmand J.-M., Voltz M., Le Maire G., Imbach P., Bonnefond J.M. and Taugourdeau S. 2010. Measuring and modelling water balance, erosion and hydrological services in a coffee agroforestry watershed of Costa Rica. 21st Century Watershed Technology: Improving Water Quality and Environment. American Society of Agronomical and Biological Engineers (ASABE), University La Earth Costa Rica, Oral presentation.
3. Hamel O., Nouvellon Y., Rouspard O., Jourdan C., Saint-André L., Joffre R., Bonnefond J.M., Epron D., Thongo A., Mouvondy W.J., Mabiala A., Taga S. and Sileye T. 2002. Evaluation de la séquestration de carbone chez deux plantations pérennes tropicales. In : Regards croisés sur les changements globaux A., 25-29 novembre 2002 : résumés des présentations de la session par affichage. Paris : CNES, [1] p. . (ed) Regards croisés sur les changements globaux, 2002-11-25/2002-11-29, Arles, France.
4. Imbach P., Locatelli B., Molina L. and Rouspard O. 2009. Impacts of Climate Change on Hydrological Ecosystem Functions in Mesoamerica. Forests, human health and well-being: findings of IUFRO's recent science initiatives, Buenos Aires, Argentina. Poster.
5. Kunjet S., Thaler P., Rouspard O., Chantuma A., Siripornpakdeekul P., Kasemsap P. and Sangkhasila K. 2007. Sap flow and water status in adult rubber trees IRRDB International Natural Rubber Conference 2007, 12-13 November 2007, Siam Reap, Cambodia, pp 152-160.
6. Lamanda N., Joffre R., Malézieux E., Rouspard O. and Martin P. 2004. Soil organic matter in Coconut agroforestry systems. A key to sustainability ? [Poster]. In : World Congress of Agroforestry, Orlando, USA, 27 June - 2 July 2004.
7. Leuning R., Cleugh H., Zegelin S., Hughes D., Finnigan J., Keith H., Hutley L., Beringer J., Tapper N., Turton S., Liddell M., Blake D., White R., Campbell D. and Rouspard O. 2002. Recent developments in micrometeorological theory and practice with some examples from OzFlux ": Australia, New Zealand and Vanuatu. Circum-Pacific Workshop : Interaction of the Pacific Atmosphere-Ocean System on Circum-Pacific Carbon Balance, Honolulu Hawaii October 15-17, 2002. Oral communication.
8. Mialet-Serra I., Clément A., Sonderegger N., Prades A., Davrieux F., Jourdan C., Escoute J., Verdeil J.L., Rouspard O., Caliman J.-P., Legros S., Siregar F.A. and Widiastuti L. 2006a. The transitory carbon reserves in two palms : the coconut and the oil palms. Carbon storage in coconut, oil palm, rubber and mango : origins, dynamics and consequences for plantation management [Cd-Rom] Montpellier : CIRAD, 1 diaporama (59 vues) Final Meeting of ATP Reserves 11/2002 on Carbon Storage in Coconut, Oil Palm, Rubber and Mango, 2006-11-08/2006-11-09, Montpellier, France
9. Mialet-Serra I., Clément A., Sonderegger N., Rouspard O., Flori A., Jourdan C., Labouisse J.-P. and Dingkuhn M. 2006b. Assimilate storage in vegetative organs of coconut (*Cocos nucifera*) : . In: Adkins S.W. (ed.) F.M.A.e., Samosir Y.M.S. (ed.). (ed) Coconut revival : new possibilities for the tree of life Proceedings of the International Coconut Forum held in Cairns, Australia, 22-24 November 2005 Canberra : ACIAR, p 99 International Coconut Forum, 2005-11-22/2005-11-24, Cairns, Australie
10. Nouvellon Y., Epron D., Jeanningros S., Thongo M'Bou A., Rouspard O., Saint-André L., Dauzat J. and Bonnefond J.-M. 2003. Comparaison des capacités photosynthétiques, de conductance stomatique et de caractères architecturaux de 2 clones d'eucalyptus plantés au Congo. Présentation orale Secondes Rencontres d'Ecophysiologie de l'Arbre (REA). INRA, La Rochelle, 8-12 Dec. 2003.
11. Nouvellon Y., Saint-André L., Dauzat J., Rouspard O., Caraglio Y., Hamel O., Berbigier P., Bonnefond J.-M., Irvine M., Epron D., Mouvondy W., Laclau J.-P. and Bouillet J.-P. 2001. Linking tree architecture and function for continuous simulations of carbon, water and energy fluxes from

- Eucalyptus stands in Congo. Third International workshop on functional-structural tree and stand models, Val-Morin, Canada, September 27-30, 2001, p 1pp.
12. Nouvellon Y., Saint-Andre L., Epron D., Mabilia A., Kinana A., Thongo M'Bou A., Jourdan C., Rouspard O. and Laclau J.P. 2008a. Leaf production and canopy dynamics in a clonal eucalypt plantation in Congo: effect of soil water content. IUFRO: Productivity of tropical plantations, Porto Seguro, Bahia, Brasil. 10-15 of November 2008. Oral presentation.
 13. Nouvellon Y., Saint-André L., Epron D., Mabilia A., Kinana A., Thongo M'Bou A., Jourdan C., Rouspard O. and Laclau J.P. 2008b. Seasonal variation of leaf production and leaf biomass in a clonal eucalypt plantation in Congo. Effect of soil water content. Oral presentation. IUFRO: Productivity of tropical plantations, Porto Seguro, Bahia, Brasil. 10-15 of November 2008. Oral presentation.
 14. Nouvellon Y., Stape J.-L., Bonnefond J.-M., Bouillet J., Saint-André L., Hamel O., Epron D., Thongo M'Bou A., Kinana A., Le Maire G., Rouspard O., Da Rocha H.R., Gonçalves J.L.M., Marsden C., Jourdan C. and Laclau J.-P. 2009. Carbon sequestration and water-use by eucalypt plantations in Congo and Brazil. Knowledge-based management of tropical rainforests, Cayenne, French Guiana.
 15. Nouvellon Y., Bonnefond J.M., Hamel O., Rouspard O., Saint-André L., Mouvondy W.J., Epron D., Irvine M., Berbigier P., Jourdan C., Joffre R., Thongo A., Mabilia A., Deleporte P., Laclau J.P., Bouillet J.P., Marien J.N. and J. D. 2002. CO₂ fluxes and carbon sequestration within eucalypt stands in Congo [Poster]. In : 2nd CarboEurope Meeting, Budapest (Hungary), 4/5-8 March 2002 / CarboEurope Cluster. - Jena.
 16. Nouvellon, Y., Stape, J.L., Laclau, J.P., Bonnefond, J.M., Da Rocha, H.R., Campoe, O.C., Marsden, C., Bouillet, J.P., Loos, R.A., Kinana, A., Le Maire, G., Saint Andre, L., Rouspard, O., 2010. Water and energy fluxes above an Eucalyptus plantation in Brazil: environmental control and comparison with two eucalypt plantations in Congo. Sir Mark Oliphant Canopy Processes in a Changing Climate Conference (formally the IUFRO Canopy Processes Meeting), Falls Creek, Victoria and Tarrareah, Tasmania.
 17. Rapidel B., Rivera C. and Rouspard O. 2009. Sapflow in coffee: comparison of two methods -heat balance and heat dissipation-calibration and applicability in the field 2nd World Congress of Agroforestry (2009), Nairobi, Kenya. Poster.
 18. Rodrigues, G.C., Rojas, J.S.D., Rouspard, O., Leroy, T., Pot, D., Moreira, M., Verdeil, J.L., Dauzat, J., Jourdan, C., Andrade, A., Marraccini, P., 2010. Preliminary results on phenotypic plasticity of Coffee (*Coffea arabica* CV. Rubi and IAPAR59) plants in response to water constraint under field conditions., ASIC (Association for Science and Information on Coffee) 2010: 23rd International Conference on Coffee Science, Bali, Indonesia, October 3-7 2010. Poster Communication and Proceedings.
 19. Rojas J.S.D., Laclau J.P., Almeida J.R., Moraes Gonçalves J.L., Stape J.L., Ranger J., Nouvellon Y. and Rouspard O. 2008. Effects of K₂SO₄ and NaCl applications on tree transpiration and water-use efficiency in a 3-year-old *Eucalyptus grandis* plantation in Brazil. IUFRO: Productivity of tropical plantations, Porto Seguro, Bahia, Brasil. 10-15 of November 2008. Oral presentation.
 20. Rouspard O. 2001. Simulating costs and benefits of the use of a blend of coconut oil and fuel by drivers in Vanuatu. Oral communication + spreadsheet simulation (excel). Pacific Island Climate Change Assessment Program (PICCAP) Meeting Espiritu-Santo, Vanuatu 19-24 november 2001
 21. Rouspard O. 2008a. Multi-layer and agroforestry models. In: Saint-Andre L. and Le Maire G. (eds) Modélisation dans l'UPR 80, 8-10 of July 2008. Cirad Baillarguet-Montpellier. Oral Presentation.
 22. Rouspard O. 2008b. Presentation of 3 carbon or evapo-transpiration models of interest: Sun-shade, Priestley-Taylor, CAF (coffee agroforestry model). In: Saint-Andre L. and Le Maire G. (eds) Modélisation dans l'UPR 80, 8-10 of July 2008. Cirad Baillarguet-Montpellier. Oral Presentation.
 23. Rouspard O. 2008c. A review of the main Water Balance models (vegetation+soil). In: Saint-Andre L. and Le Maire G. (eds) Modélisation dans l'UPR 80, 8-10 of July 2008. Cirad Baillarguet-Montpellier. Oral Presentation.
 24. Rouspard O B.P., Rambal S, Bonnefond JM. 1999. Carbon and water fluxes above a *Quercus ilex* macchia (Puéchabon, Hérault-France). Field Campaign of Summer 1998. MEDEFU Annual Meeting, Firenze, January 1999, p 10pp.

25. Roupsard O., Deveau A., Bonnefond J.-M., Nouvellon Y., Berbigier P., Irvine M., Dauzat J., Jourdan C., Epron D., Joffre R., Mialet-Serra I., Taga S. and Sileye T. 2003. Couplage et modélisation des flux d'eau et de carbone dans une plantation pérenne tropicale. Secondes Rencontres d'Ecophysiologie de l'Arbre (REA). INRA, Présentation orale. La Rochelle, 8-12 Dec. 2003.
26. Roupsard O., Gómez-Delgado F., Rapidel B., Kinoshita R., Perez A., Moussa R., Jourdan C., Le Maire G., Harmand J.-M., Bonnefond J.M. and Vaast P. 2009a. The CAFNET/Coffee-Flux project: evaluating water, sediment and carbon ecosystem services in an agroforestry coffee watershed (Costa Rica). 2nd World Congress of Agroforestry (2009), Nairobi, Kenya. Poster.
27. Roupsard O., Gómez-Delgado F., Rapidel B., Kinoshita R., Perez A., Moussa R., Jourdan C., Le Maire G., Harmand J.-M., Bonnefond J.M. and Vaast P. 2009b. Scaling the water, C and sediment partitioning from plot to watershed: COFFEE-FLUX, a coffee agroforestry experiment in Costa Rica. Asiaflux Workshop, October 27-29, Sapporo, Japan. Poster presentation.
28. Roupsard O., Gomez Delgado F., Kinoshita R., Benegas L., Perez A., Barquero A., Rivera Wilson C., Rapidel B., Vaast P. and Moussa R. 2009. El Proyecto CAFNET/Coffee-Flux : midiendo y modelando Servicios Ambientales (H2O, CO2 y erosión) en un SAF de café. Semana científica del CATIE 2009 Oral comm, CATIE, Turrialba, Costa Rica.
29. Roupsard O., Hamel O., Rouzière A., Lamanda N. and Labouisse J.P. 2004. Preparing the application of coconut plantations to the Clean Development Mechanism of the Kyoto Protocol. In: APCC (ed) In: Strategies for Enhancing Productivity and Income of Coconut Farmers Proceedings of the XLI COCOTECH Meeting, Santo-Vanuatu, 5-9 July 2004 Ed: P Rethinam Asian and Pacific Coconut Community: 164-179, p 12p.
30. Roupsard O., Le Maire G., Nouvellon Y., Dauzat J., Jourdan C., Navarro M.N.V., Saint-André L., Bonnefond J.M. and Bouillet J.P. 2007. Partitioning Light and Water Use Efficiencies (LUE, WUE) between cover tree (*Cocos nucifera* L.) and grass under-storey, using eddy covariance, LAI-2000 and Net Primary Productivity (NPP). In: Vaast P.J. (ed) Multistrata Agroforestry Systems with Perennial Crops: making ecosystem services count for farmers, consumers and the environment. Agroforestry Systems, Springer, Turrialba, Costa Rica, p 8.
31. Roupsard O., Nouvellon Y., Laclau J.-P., Epron D., Harmand J.-M., Vaast P., Hergoualc'h K., Jourdan C., Saint-André L., Thaler P., Lamade E., Gay F., Chantuma A., le Maire G., Hamel O. and Bouillet J.-P. 2008. Partitioning NPP into growth, litter and exports: impacts on ecosystem carbon fluxes. A review for tropical perennial plantations. . IUFRO: Productivity of tropical plantations, Porto Seguro, Bahia, Brasil. 10-15 of November 2008. Oral presentation.
32. Roupsard O. D.A., Bonnefond J.-M. , Nouvellon Y., Berbigier P., Irvine M., Dauzat J., Jourdan C., Epron D., Joffre R., Mialet-Serra I., Taga S., Sileye T. 2003. Couplage et modélisation des flux d'eau et de carbone dans une plantation tropicale pérenne. Réseau d'Etude de l'Arbre (REA), La Rochelle, 8-12 décembre 2003, p Présentation orale.
33. Roupsard, O., Gómez-Delgado, F., Moussa, R., Rapidel, B., Perez, A., Barquero, A., Rivera Wilson, C., Benegas, L., Kinoshita, R., Taugourdeau, S., Navarro, M.N.V., Jourdan, C., Le Maire, G., Harmand, J.-M., Bonnefond, J.M., Vaast, P., 2010. The CAFNET/Coffee-Flux project: evaluating water, sediment and carbon ecosystem services in an agroforestry coffee watershed (Costa Rica). 21st Century Watershed Technology: Improving Water Quality and Environment. American Society of Agronomical and Biological Engineers (ASABE), University La Earth Costa Rica, Poster presentation.
34. Roupsard, O., Gómez-Delgado, F., Charbonnier, F., Benegas, L., Taugourdeau, S., Kinoshita, R., Moussa, R., Dreyer, E., Lacoite, A., Rapidel, B., Perez, A., Robelo, A., Barquero, A., Rivera Wilson, C., Navarro, M.N.V., Jourdan, C., Le Maire, G., Thaler, P., Bonnefond, J.-M., Harmand, J.-M., Vaast, P., 2010. The CAFNET/Coffee-Flux project: evaluating water, sediment and carbon ecosystem services in an agroforestry coffee watershed of Costa Rica. ASIC (Association for Science and Information on Coffee) 2010: 23rd International Conference on Coffee Science, Bali, Indonesia, October 3-7 2010. Oral Communication, Poster and Proceedings.
35. Saint-André L., Laclau J.-P., Nouvellon Y., Nzila J., Safou-Matondo R., Jourdan C., Roupsard O., Deleporte P. and Bouillet J.-P. 2007. Synthesis on the trade-offs of C sequestration with water yield

- and soil fertility after savannah afforestation in Congo. GCP Symposium, Kruger Park, South-Africa 23-25 August 2007. Oral communication.
36. Saint-André L., Nouvellon Y., Roupsard O., De Grandcourt A., Jourdan C., Harmand J.M., Laclau J.P., Marsden C., d'Annunzio R., Thongo M'Bou A. and Genet A. 2008. Les Forêts : Puits de Carbone ? Illustration avec différents écosystèmes. Européenne des bioréponses aux nouveaux enjeux climatiques et énergétiques, Nancy: 6-8 of November 2008.Oral presentation.
 37. Taugourdeau, S., Le Maire, G., Roupsard , O., Avelino, J., Gomez Delgado, F., Jones, J.R., Marsden, C., Robelo, A., Alpizar, E., Barquero, A., Rapidel , B., Vaast, P., Harmand, J.M., 2010. LAI dynamics of agroforestry and full sun coffee systems in Costa Rica. Poster. ASIC 2010, Bali, Indonesia, October 3-7 2010. Poster Communication and Proceedings.
 38. Taugourdeau, S., Le Maire, G., Roupsard , O., Avelino, J., Gomez Delgado, F., Jones, J.R., Marsden, C., Robelo, A., Alpizar, E., Barquero, A., Rapidel , B., Vaast, P., Harmand, J.M., 2010. LAI dynamics of agroforestry and full sun coffee systems in Costa Rica. Poster. XIth ESA Congress AGRO 2010, Montpellier, France.
 39. Thaler P., Siripornpakdeekul P., Kasemsap P., Kunjet S., Chairungsee N., Kositsup B., Roupsard O., Chantuma A. and Bonnefond J.M. 2007a. CO2 and water fluxes over a rubber tree ecosystem. AsiaFlux Workshop 2007, 19-22 October 2007, Taoyuan, Taiwan pPoster.
 40. Thaler P., Siripornpakdeekul P., Kasemsap P., Roupsard O., Chantuma A., Thanisawanyangkura S., Sangkhasila K. and Bonnefond J.M. 2007b. Rubber flux. CO2, water and energy budget of rubber plantations in Thailand. IRRDB International Natural Rubber Conference 2007, 12-13 November 2007, Siam Reap, Cambodia, pp 152-160.

Conférences invitées

1. Roupsard O. 2008. Chairman of session : Session V Hydrological modelling. In: Rapidel B., Roupsard O. and Navarro M.N. (eds) Modelling Agroforestry Systems with perennial crops Connecting AF researchers with modellers. PCP-Mésoamérique, CATIE, Turrialba, Costa Rica.
2. Roupsard O. 2010. Conference session chairman : session XXV Watershed management in developing countries. 21st Century Watershed Technology: Improving Water Quality and Environment. American Society of Agronomical and Biological Engineers (ASABE), University La Earth Costa Rica.
3. Roupsard O. 2010. Conference session chairman : session XXVIII Field and watershed scale modelling. 21st Century Watershed Technology: Improving Water Quality and Environment. American Society of Agronomical and Biological Engineers (ASABE), University La Earth Costa Rica.